UNIVERSITÉ DE STRASBOURG - FACULTÉ DES LETTRES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LE

PHOTOTROPISME DES DAPHNIES

Etude de Psychologie animale

THÈSE POUR LE DOCTORAT ÈS LETTRES

PRÉSENTÉE A LA

Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg

PAR

GASTON VIAUD

Professeur de Philosophie au Collège de Bischwiller
Chargé de recherches scientifiques

STRASBOURG
COMMISSION DES PUBLICATIONS
DE LA FACULTÉ DES LETTRES
1938

Recherches expérimentales

sur le

PHOTOTROPISME DES DAPHNIES

Etude de Psychologie animale

DU MÊME AUTEUR :

Le Phototropisme animal. Exposé critique des problème. et des théories. (Strasbourg, 1938)

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG - FACULTÉ DES LETTRES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LE

PHOTOTROPISME DES DAPHNIES

Etude de Psychologie animale

THÈSE POUR LE DOCTORAT ÈS LETTRES

PRÉSENTÉE A LA

Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg

PAR

GASTON VIAUD

Professeur de Philosophie au Collège de Bischwiller
Chargé de recherches scientifiques

STRASBOURG
COMMISSION DES PUBLICATIONS
DE LA FACULTÉ DES LETTRES
1938

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

INTRODUCTION

Quelques remarques sur l'intérêt que présente l'étude des comportements des animaux inférieurs et sur les méthodes de recherche en psychologie animale

L'objet spécial d'une science, ainsi que ses méthodes particulières, sont difficiles à déterminer *à priori* avec précision. Ce n'est qu'au fur et à mesure que la science progresse, que toutes ces notions fondamentales s'éclaircissent.

Il n'est donc pas inutile que, arrivé au terme d'un ensemble de recherches, on mesure du regard le chemin parcouru, et que l'on fasse porter ses réflexions sur la nature des résultats que l'on a obtenus et sur les procédés que l'on a employés pour les atteindre.

Nous désirons présenter ici quelques réflexions méthodologiques qui nous ont été suggérées par nos recherches sur le phototropisme des Daphnies. Nous croyons qu'elles peuvent contribuer à préciser les caractères de la psychologie animale, et surtout ceux de la psychologie des animaux inférieurs.

*
* *

Précisons d'abord les caractères généraux de la psychologie des comportements et des conduites, comme on la conçoit aujourd'hui.

La psychologie a été considérée longtemps comme la science des « faits de conscience » ou des « états du moi ». Ces faits formeraient une classe de phénomènes spéciaux, les phénomènes psychologiques, opposés par la plupart de

leurs caractères aux autres phénomènes naturels, les phénomènes matériels ou physiques. La méthode d'investigation spéciale à cette science serait l'introspection, ou observation et analyse des états du moi.

On sait que cette conception a été critiquée de la manière la plus vive et la plus nette par Aug. Comte, il y a près d'un siècle : « Une telle méthode, dit-il, doit tendre à rétrécir extrêmement l'étude de l'intelligence, en la limitant de toute nécessité au cas de l'homme adulte et sain, sans aucun espoir d'éclaircir jamais une doctrine aussi difficile par la comparaison des différents âges, ni par la considération des divers états pathologiques, unanimement reconnues néanmoins l'une et l'autre comme d'indispensables auxiliaires des plus simples recherches sur l'homme ».

Puis il ajoute : « Mais, en prolongeant la même réflexion, on doit surtout être frappé de l'interdiction absolue qui se trouve ainsi inévitablement jetée sur toute l'étude intellectuelle ou morale relative aux animaux, de la part desquels les psychologues n'attendent sans doute aucune observation intérieure. Ne semble-t-il pas étrange que des philosophes qui ont laborieusement amoindri d'une manière aussi prononcée, cet immense sujet, se montrent si disposés à reprocher sans cesse à l'esprit de leurs adversaires le défaut d'étendue et d'élévation? » (1).

Les psychologues ont peu à peu suivi les voies indiquées par Aug. Comte. Ils ont étendu d'abord leurs investigations à la mentalité des enfants, à celle des anormaux, à celle des primitifs. Et, chose digne de remarque, ils ont été obligés de reconstruire, dans chacun de ces trois groupes d'études, à l'aide de données objectives, des formes de psychisme très différentes de celles dont ils prenaient directement conscience en eux-mêmes. C'est d'ailleurs par là que ces études ont été fécondes.

Vint ensuite l'annexion de la psychologie animale. Cette nouvelle extension des recherches psychologiques semble marquer une étape plus décisive encore sur le chemin de l'objectivité. Il ne s'agit plus seulement, en effet, de recons-

(1) *Cours de philos. positive, 45e leçon.* Ed. Schleicher, t. III, p. 407.

truire, à l'aide de données objectives, des états de conscience. Ici, le psychologue se trouve en face de modes d'activité « derrière » lesquels il ne lui est pas toujours possible de savoir s'il y a conscience ou non. On peut même dire que la « conscience animale » paraît scientifiquement hors d'atteinte dans l'immense majorité des cas. Fatalement, donc, le psychologue devait être amené à abandonner la notion trop étroite de « science des faits de conscience » pour adopter celle d'une psychologie générale qui ait un autre objet et dont la formule soit applicable aussi bien à l'animal qu'à l'Homme.

Il fallut alors constituer la notion d'un objet qui, d'une part, permît d'intégrer la psychologie au groupe des sciences biologiques, mais qui, d'autre part, en fît cependant une science distincte des autres disciplines de ce groupe.

Existe-t-il donc des faits ou des phénomènes, présentés par les êtres vivants, qui puissent être les objets d'une science spéciale, qui ne se confonde pas avec les autres sciences biologiques déjà connues et définies?

Soit un être vivant, un Arthropode, un Mammifère, un Homme. Supposons que la physique biologique, la chimie biologique, la physiologie nous apprennent dans le détail le fonctionnement de toutes les parties de son organisme: appareils respiratoire, digestif, glandes, muscles, nerfs, organes sensoriels, centres nerveux, etc... Nous n'ignorerions donc rien de ce qui se passe dans cette machine; et cependant ne resterait-il rien à connaître? — Si, évidemment: les actions de l'individu pris dans son ensemble, ses actes adaptatifs en réponse aux excitations et aux sollicitations du milieu.

Tel est l'objet de la psychologie générale, science biologique.

La psychologie générale est donc la *science des actions des êtres vivants*. Elle a pour tâche de nous faire connaître les lois qui les régissent.

Les actions des êtres vivants sont des faits mesurables, contrôlables, toujours accessibles à l'observation, souvent déjà à l'expérimentation, par conséquent susceptibles, dans des conditions bien déterminées, d'infirmer ou de

confirmer toutes les conceptions positives que nous pourrons former à leur sujet (2).

*
* *

L'un des principaux mérites de cette conception de la psychologie est de lier étroitement la psychologie animale à la psychologie humaine.

Les actions ou les comportements des animaux ne seraient guère que de simples objets de curiosité, si leur étude n'ouvrait des voies d'accès à la connaissance des actions humaines. La psychologie animale a pour but principal d'*éclairer*, comme le dit si bien Aug. Comte dans le texte que nous avons cité, le psychisme humain, par des comparaisons avec les diverses formes du psychisme animal, de même que l'étude des enfants, des anormaux et des primitifs a pour but de nous aider à comprendre les actions de l'Homme adulte, sain et civilisé. On comprend facilement que mieux nous connaîtrons le psychisme des animaux, mieux nous saisirons les grandes articulations du psychisme humain, mieux nous distinguerons les différents « niveaux » ou « plans » sur lesquels il se joue. Toute science, dit-on souvent, part de l'Homme pour revenir à l'Homme. Nulle part cet adage n'est plus vrai qu'en psychologie.

La psychologie animale, branche de la psychologie générale des comportements et des conduites, est donc, avant tout, une psychologie comparée de l'Homme et des animaux.

La possibilité d'une telle science repose, croyons-nous, sur deux postulats que nous pouvons formuler ainsi :

(2) Cf. cette définition de M. H. Piéron : « La psychologie est la science objective du comportement des organismes. Cette définition ne tend pas à confondre la psychologie et la physiologie, car celle-ci étudie les fonctions internes des organismes, nutrition, motilité, etc..., prises séparément ; tandis que la psychologie du comportement s'adresse à l'individu dans son intégrité. Elle considère le résultat global de l'interférence et des réactions mutuelles de ses diverses fonctions, c'est-à-dire sa conduite, telle qu'on peut l'observer du dehors ». (*Conception de la Psychologie*, dans *Science et Loi*, publication du *Centre International de Synthèse*, Alcan, 1934, p. 143-144).

1° Il doit y avoir des *lois générales* du psychisme c'est-à-dire des lois communes aux différents types de comportements, humains et animaux;

2° S'il y a, à côté de ces lois générales, des *lois particulières* aux diverses formes de psychisme, la détermination de ces lois, pour les formes supérieures, doit nous être d'autant plus aisée que nous connaissons mieux les formes inférieures.

Ces deux postulats ne sont encore pour l'instant que des hypothèses de travail. Nous ne pouvons *à priori* en démontrer la légitimité. Le contraire même n'est pas du tout invraisemblable. Ainsi F. LE DANTEC disait naguère qu'il n'y a rien de commun entre le comportement d'un Homme, celui d'un Cheval et celui d'un Poisson. Car, pensait-il, l'Homme « homme » (c'est-à-dire agit exclusivement en Homme), tandis que le Cheval « chevale » et que le Poisson « poissonne ». Aussi niait-il la valeur de la psychologie animale et la possibilité de la psychologie comparée tout entière, déclarant que c'étaient là des « amusettes » (3).

Mais cette opinion est devenue déjà bien difficile à soutenir. En effet, la psychologie comparée de l'Homme et des animaux a obtenu, au cours des dernières décades, des résultats dont l'importance, pour la psychologie humaine, n'est plus à souligner (4). Il semble bien que la psychologie comparée ait montré dès à présent la possibilité de son existence en commençant d'exister.

Ainsi, à défaut de preuves de droit, nous avons un certain nombre de preuves de fait. Il faut alors poursuivre dans cette voie, pour essayer de tirer de la psychologie comparée tous les enseignements que l'on peut attendre d'elle. Il faut que nous ayons l'espoir que la connaissance des réactions des êtres unicellulaires nous amènera, comme par une voie naturelle, à celle des réactions des Spongiaires et des Coelentérés, à celle des réactions des Vers,

(3) F. LE DANTEC, *Contre la Métaphysique*, p. 227 et suiv. (Alcan, 1912).

(4) Par exemple, les travaux de W. KOEHLER, sur l'intelligence des Singes supérieurs; les travaux de H. PIÉRON, montrant l'existence de lois générales de la mémoire, communes à l'Homme et aux animaux; etc...

des Mollusques, des Arthropodes, des Vertébrés et finalement aux réactions et aux actions de l'Homme.

Et nous devons, dans ce nouveau domaine scientifique comme dans tous les autres, procéder méthodiquement du simple au complexe, en supposant préalablement que l'on pourra s'élever du simple au complexe « par degrés ». Ces deux préceptes généraux de l'investigation scientifique sont contenus, comme on sait, dans la troisième règle de la méthode de Descartes.

*
* *

Les comportements les plus simples et les plus aisés à connaître sont assurément les comportements des animaux inférieurs. Il faut ajouter que nous pouvons, dès maintenant, connaître la plupart d'entre eux d'une manière scientifique, c'est-à-dire déterminer avec précision les facteurs dont ils dépendent, et les lois de ces facteurs.

Il y a, pensons-nous, quatre raisons principales à cela:

La première, c'est qu'ils sont tous — ou presque tous — constitués par des processus sensori-moteurs.

La deuxième, c'est que le facteur mémoire, ou influence du passé enregistré, ou bien ne joue qu'un rôle peu important dans ces comportements, ou bien peut être facilement éliminé par des procédés expérimentaux.

La troisième, c'est que, constitués de processus sensori-moteurs, ces comportements peuvent être entièrement expliqués par l'action d'un nombre relativement restreint de facteurs: facteurs physico-chimiques des milieux naturels et facteurs physiologiques des organismes.

La quatrième, c'est que l'étude de ces deux ordres de facteurs entrant dans le déterminisme des animaux inférieurs peut s'appuyer dès maintenant sur des sciences théoriques très avancées: mécanique, acoustique, optique, électricité, chimie, chimie physique, chimie biologique, etc.; bref, les sciences physico-chimiques sous tous leurs aspects. Ces sciences sont en effet capables de déterminer avec précision les facteurs physiques qui interviennent dans nos expériences et de nous fournir les moyens d'analyser fructueusement les facteurs physiologiques qui conditionnent les processus sensori-moteurs.

Bref, d'une part nombre relativement restreint de facteurs, d'autre part possibilité de connaître scientifiquement ces facteurs et leurs lois : c'est donc logiquement par l'étude des comportements inférieurs qu'il faut débuter dans l'investigation de la psychologie animale.

*
* *

Le *phototropisme animal* est certainement un des comportements les plus simples qui soient. On le trouve d'une manière générale chez tous les animaux inférieurs (Protistes et Métazoaires inférieurs, jusqu'aux Vertébrés inférieurs). C'est une sorte d'attraction des animaux inférieurs par la lumière.

Schématiquement, un animal phototropique se comporte comme s'il était composé d'organes photorécepteurs auxquels seraient adjoints directement des organes locomoteurs.

Le *comportement phototropique des Daphnies,* que nous étudions ici, est néanmoins déjà beaucoup plus complexe que celui que décrit ce schéma simple (car les Daphnies, qui sont des Crustacés, sont des Métazoaires relativement élevés dans l'échelle évolutive des êtres). Il comprend des processus compliqués d'orientation, des processus d'adaptation, des changements périodiques du sens de la locomotion, etc. ; le facteur mémoire, ou plutôt influence des excitations passées, y joue un rôle important ; enfin les conditions individuelles introduisent une variabilité considérable dans les réponses.

Notre première impression, lorsque nous avons entrepris l'étude de ce comportement, a été analogue à celle qu'éprouve un homme égaré au milieu d'une forêt épaisse, aux fourrés inextricables.

Cependant cette inextricabilité première a cédé peu à peu la place à l'intelligibilité. D'abord, la variabilité des réponses individuelles a disparu subitement, comme par magie, grâce à l'emploi de *méthodes statistiques.* Nous nous sommes alors trouvé en présence de phénomènes réguliers, constants, décelant un déterminisme rigoureux, tandis qu'au début nous ne voyions dans les allées et venues

des individus composant les populations de Daphnies que des phénomènes irréguliers et capricieux.

Ensuite, et toujours grâce à l'emploi des mêmes méthodes, nous avons pu éliminer le facteur influence du passé et étudier successivement l'action des différents facteurs du comportement, facteurs que l'analyse, en progressant, nous apprenait à connaître les uns après les autres.

Enfin, nous avons pu pousser l'étude physico-chimique de certains de ces facteurs (le facteur adaptation en particulier) suffisamment loin pour montrer qu'il est possible d'en rattacher les lois à des phénomènes physico-chimiques connus.

Ainsi le comportement phototropique des Daphnies, bien que déjà relativement complexe, s'est révélé à l'analyse comme étant réductible à l'action d'un nombre restreint de facteurs, dont nous connaissons dès maintenant les lois fondamentales.

Nous pouvons même prévoir, avec une certaine précision, les déplacements d'ensemble d'une population de Daphnies soumise à l'action d'une lumière déterminée. Nous pouvons dire à l'avance, sachant comment elle s'est comportée dans tel groupe de radiations spectrales, comment elle se comportera dans tel autre. Nous commençons donc à posséder réellement la « maîtrise » de ce comportement.

*
* *

Analyser un comportement, d'après ce que nous venons de dire, c'est discriminer les différents facteurs dont il dépend.

Il y a d'abord les *facteurs externes*, qui comprennent les agents physiques excitateurs et les conditions expérimentales. Il est évident que ces facteurs doivent être déterminés avec une précision suffisante, car la nature et la grandeur des réponses dépendent de l'intensité de l'action de ces facteurs. Ainsi, les réactions phototropiques des Daphnies varient suivant la lumière excitatrice et les autres conditions du milieu (température, concentration des corps dissous, etc...).

Mais il ne suffit pas déterminer avec précision les facteurs externes, loin de là. Il faut encore savoir si les réactions que l'on étudie ne dépendent pas également de *facteurs internes* multiples, et, s'il en est ainsi, il faut les déterminer les uns après les autres.

En effet, il est à prévoir que la plupart des réactions d'un organisme quelconque ne sont point des phénomènes simples, variant suivant des lois simples en fonction des degrés d'intensité des excitations. D'abord, l'action de l'excitant externe peut ne pas être simple elle-même, car elle peut s'exercer à différents *niveaux d'absorption*, c'est-à-dire intéresser des organes récepteurs différents. Ensuite, à cause de connexions nerveuses multiples, elle peut mettre en jeu des organes moteurs divers, déclencher des actions réflexes plus ou moins nombreuses qui se renforcent et se coordonnent les unes les autres, ou qui s'inhibent partiellement ou totalement suivant le cas.

L'effet final de l'excitation, ou réponse observée, est donc, le plus souvent, la résultante d'une pluralité de réactions partielles, qui forment autant de facteurs internes de la réaction en question.

De plus, chacune de ces réactions partielles varie, en fonction de l'excitant et des autres conditions expérimentales, *suivant ses lois propres*. Ainsi, dans le cas de réactions partielles antagonistes, l'une peut varier en proportion directe de l'intensité de l'excitation, tandis que l'autre varie en raison inverse (cf. action photokinétique et capacité d'adaptation sensorielle, p. 124 et suiv.).

Il est donc de la plus haute importance de discriminer et d'étudier toutes ces réactions partielles, ou facteurs internes, si l'on veut comprendre comment le comportement global varie en fonction des facteurs du milieu physique.

C'est précisément, comme nous le montrerons au cours de ce travail, parce qu'ils ont négligé cette analyse préalable des facteurs internes du comportement, que presque tous les auteurs qui ont étudié avant nous le phototropisme des Daphnies ont obtenu des résultats incertains ou contradictoires.

Les uns ont considéré les Daphnies comme de véritables petits êtres humains, leur ont prêté, dans le but d'expliquer leurs réactions, des états de conscience (désirs ou aversions) analogues à ceux qui paraissent expliquer beaucoup de nos actes, et se sont imaginés que ces désirs ou ces aversions variaient en degré d'une manière simple en fonction des facteurs du milieu.

Les autres ont considéré les Daphnies comme des molécules, ou des amas de molécules, poussés ou tirés par des forces externes; ils ont alors pensé que les déplacements de ces assemblages moléculaires dépendaient directement et simplement de l'action de ces forces.

Tenants d'un anthropomorphisme naïf ou tenants du mécanisme intégral, ils se sont trompés les uns et les autres comme nous le verrons. Le désaccord qui se manifeste d'une manière éclatante entre les résultats de leurs recherches respectives est la preuve certaine de l'erreur initiale de leurs méthodes. (Voir p. 52-54).

*
* *

La détermination des facteurs internes est une question particulièrement délicate.

L'animal observé se comporte « comme un tout », et comme un tout dont nous ne connaissons même pas en détail les parties. Non seulement, en effet, nous sommes très loin de connaître, par la physiologie générale, le fonctionnement de toutes les parties de son organisme, mais encore, selon toutes probabilités, le tout lui-même, l'organisme dans son ensemble, introduit dans le comportement certains facteurs particuliers à la forme vivante, dont on étudie les réactions.

Pour ces deux raisons, nous sommes donc incapables d'arriver, par déduction, à déterminer les différents facteurs internes de son comportement.

Il faut alors que nous en prenions notre parti, et que nous nous adressions à l'expérimentation pour déterminer, par voie inductive, les facteurs en question.

La méthode d'expérimentation, pour l'analyse d'un comportement, ne nous paraît pas différer essentiellement des

méthodes d'expérimentation en usage dans les autres sciences. Elle comprend également trois opérations principales:

1° Soumettre l'animal à des conditions expérimentales variées, pour voir comment varient ses réponses (*observations et expériences fondamentales*).

2° Inférer des faits ainsi obtenus des hypothèses concernant l'existence de facteurs capables d'expliquer ces variations (*conception de facteurs internes hypothétiques*).

3° Vérifier, en continuant l'étude du comportement, par de nouvelles séries d'expériences, les hypothèses formulées au sujet des facteurs internes (*vérification des hypothèses*)

Ainsi, nous montrerons, au cours de l'exposé de nos recherches, comment des expériences, instituées pour étudier les variations du comportement phototropique des Daphnies en fonction de l'intensité de la lumière blanche, nous ont amené à concevoir hypothétiquement trois facteurs internes principaux de ce comportement: signe primaire positif, action photokinétique, capacité d'adaptation sensorielle (p. 89); et comment, en poursuivant l'étude du phototropisme des Daphnies dans des séries d'expériences où nous avons employé des lumières monochromatiques, nous avons confirmé l'existence de ces trois facteurs (p. 120).

C'est évidemment la deuxième opération, ou conception des hypothèses, qui exige le plus de doigté, le plus d' « expérience » et aussi le plus d'imagination. Il en est ainsi dans tout ordre de recherches.

Bien qu'il n'y ait point de méthode définie pour concevoir ou imaginer des hypothèses, il y a toujours, dans chaque discipline, des notions spéciales sur lesquelles on doit s'appuyer de préférence pour les découvrir.

Ici, nous avons à notre disposition deux sortes de notions:

1° *des notions physiologiques générales;*

2° *des notions psychologiques,* tirées de comportements déjà étudiés scientifiquement, ou de comportements simplement connus par des observations courantes (comporte-

ments d'animaux supérieurs et même comportements humains).

Ainsi, dans nos recherches, le facteur action photokinétique (croissance de la rapidité des mouvements positifs en fonction de l'intensité lumineuse) est une conception tirée de notions physiologiques générales (p. 79-81), tandis que toutes les hypothèses concernant la distinction des phases positives et négatives et l'adaptation sensorielle sont fondées sur des analogies s'appuyant en majorité sur des notions psychologiques (p. 83-87).

La connaissance « intuitive » des conduites humaines, en particulier, nous paraît devoir jouer un grand rôle dans l'élaboration de ces hypothèses. Les comportements humains sont sans doute ceux que nous connaissons scientifiquement le moins bien, car nous ignorons les lois de la plupart des facteurs qui les déterminent, mais sont certainement ceux dont nous connaissons le mieux les divers aspects. « Se mettre à la place » de l'animal que l'on observe est donc un très bon moyen pour concevoir des hypothèses sur les facteurs internes de son comportement.

Allons plus loin: saisir, par l'observation précise des faits, les analogies et les dissemblances qui se manifestent entre les comportements des animaux et nos propres manières d'agir, est peut-être la principale voie qui se présente à nous pour discerner, dans les premiers, les actes simples et élémentaires dont ils sont constitués, et nous élever de là à la conception des facteurs dont ils dépendent.

Il en est, pour la psychologie animale, un peu comme pour la physiologie des animaux inférieurs: si nous n'avions pas d'estomac ou de poumons, aurions-nous eu l'idée d'aller étudier la nutrition et la respiration chez des êtres qui ne possèdent apparemment ni estomac ni poumons, ou qui possèdent des appareils digestif et respiratoire très différents des nôtres?

Ainsi, il nous paraît bien difficile, en psychologie animale, de nous passer d'un recours à la psychologie humaine. On nous l'accordera peut-être sans peine pour ce qui concerne les animaux supérieurs. Mais nous croyons que cela est aussi vrai pour les animaux inférieurs. En tout

cas, c'est ainsi que nous avons procédé, à maintes reprises, dans notre analyse du comportement phototropique des Daphnies, lequel est un comportement relativement simple que présentent de petits Crustacés très éloignés de l'Homme dans la classification zoologique.

Mais « recours à la psychologie humaine » ne veut pas dire « anthropomorphisme ». Il y a une différence capitale entre ces deux conceptions. Car :

1° Le « recours à la psychologie humaine » doit être subordonné à des observations préalables, donc à des *faits objectifs*.

2° Les hypothèses formulées par ce moyen doivent être vérifiées par *d'autres faits expérimentaux*.

Au contraire, l'anthropomorphisme se contente de formuler *a priori* une hypothèse, qu'il prend ensuite, à cause de sa vraisemblance, pour un principe quasi-intangible. L'anthropomorphisme masque donc en réalité une absence totale d'analyse psychologique et, par conséquent, ne peut nous faire connaître les facteurs réels d'un comportement.

*
* *

D'après ce qui précède, la détermination des facteurs internes forme la partie principale de l'analyse d'un comportement, et cette analyse est essentiellement une *étude psychologique*, car on y considère l'animal agissant « comme un tout ».

Mais cette analyse ne constitue pas le dernier terme de l'investigation scientifique : il reste encore à rattacher les facteurs internes ainsi découverts à l'activité d'organes ou d'ensembles d'organes fonctionnant en coordination. L'analyse psychologique des comportements a donc pour couronnement nécessaire l'*explication physiologique*.

Considérée du point de vue du physiologiste, l'analyse psychologique est une sorte de travail préparatoire. Si elle a, en effet, de ce point de vue, un but — et une raison d'être —, c'est de nous apprendre à déceler les organes ou ensembles organiques dont le fonctionnement assure pour une certaine part l'adaptation de l'organisme à son milieu. Le travail du physiologiste consiste ensuite à étudier sys-

tématiquement, et en général, le fonctionnement de ces organes, sans les considérer dans les comportements particuliers des diverses espèces animales (5).

Dans l'étude des comportements des animaux inférieurs, cette distinction du domaine psychologique et du domaine physiologique est toutefois plus théorique que pratique. Ici, il est difficile de dire exactement où cesse le travail du psychologue et où commence celui du physiologiste. La tâche de l'un empiète le plus souvent sur la tâche de l'autree. Cela tient, d'abord à ce que les comportements des animaux inférieurs sont constitués par des processus sensori-moteurs, ensuite à ce que les preuves les plus sûres de la validité de l'analyse psychologique de tels comportements sont fournies par le rattachement des facteurs internes à l'activité d'organes sensoriels et moteurs définis.

Ainsi, dans le travail qui suit, on trouvera:

1° *Une analyse psychologique du comportement phototropique des Daphnies*, avec la distinction des principaux facteurs internes de ce comportement (3e Partie, ch. I, III)

2° *Un début d'étude physiologique des organes dont l'activité est mise en jeu dans ce comportement:* explication de l'alternance des phases positives et négatives par un mécanisme physico-chimique et physiologique (3e Partie, ch. II); rattachement des impulsions motrices positives aux excitations de la sensibilité dermatoptique et début d'une étude physiologique de cette sensibilité (4e Partie), etc...

Cette étude physiologique n'a été poussée que jusqu'où cela nous a paru nécessaire pour appuyer et préciser notre analyse des facteurs internes du comportement phototropique des Daphnies.

(5) Cf. la définition de la « Physiologie animale » donnée par A. Comte: « A l'imitation de toute autre étude théorique positive, elle sera destinée directement à prévoir rationnellement le mode d'action d'un organisme animal donné, placé dans des circonstances déterminées ,ou réciproquement quelle disposition animale peut être induite de tel ou tel acte accompli d'animalité, suivant la formule scientifique fondamentale que j'ai établie en commençant ce traité sommaire de philosophie biologique. » (*Cours de Philos. positive*, tome III, p. 373, *44e leçon*). — La formule en question est la suivante: « Etant donné l'organe ou la modification organique, trouver la fonction ou l'acte, ou réciproquement ». (*40e leçon*, III, p. 159).

Notre travail reste donc, essentiellement, une étude de psychologie animale.

*
* *

Avant d'entrer en matière, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à M. le Docteur Ch. Blondel, correspondant de l'Institut, aujourd'hui professeur à la Sorbonne, mon ancien maître en psychologie, dont les conseils et le chaleureux appui me soutinrent constamment au cours de mes études et de ma vie universitaires et qui suivit toujours de très près mes travaux ; à M. E. Chatton, correspondant de l'Institut, aujourd'hui professeur à la Sorbonne et directeur des Laboratoires maritimes de Banyuls et de Villefranche, mon ancien maître en biologie, qui m'initia à cette science, à qui je dois l'idée de cette thèse et qui dirigea mes premières recherches ; et à MM. P. de Beauchamp, directeur de l'Institut de Zoologie et de Biologie générale de la Faculté des Sciences de Strasbourg ; L. Bounoure, directeur du Laboratoire de Biologie générale à la même Faculté ; M. Pradines, professeur de philosophie à la Faculté des Lettres de Strasbourg (6) ; le Docteur Lagache, professeur de psychologie à la même Faculté ; H. Piéron, professeur au Collège de France ; F. Vlès, directeur de l'Institut de Physique biologique de la Faculté de Médecine de Strasbourg ; auprès de qui j'ai trouvé le meilleur accueil et qui voulurent bien m'aider de leurs conseils et de leur savoir.

J'adresse également l'expression de ma plus vive reconnaissance à MM. les Membres du Conseil d'Administration de la Caisse Nationale de la Recherche Scientifique, dont les subventions facilitèrent beaucoup ma tâche et me permirent de la mener à bien ; et à MM. les Membres de la Commission des Publications de la Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg, qui ont accepté de publier mes thèses dans leur collection.

(6) Aujourd'hui professeur à la Sorbonne.

PREMIÈRE PARTIE

PRÉLIMINAIRES

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION DU PHOTOTROPISME

La notion de *tropisme* (1) est loin d'être claire et les nombreuses définitions qu'en ont données les auteurs diffèrent parfois considérablement.

Ce n'est pas ici le lieu d'entreprendre une discussion systématique de cette notion et de celle de *phototropisme* (2) qui en dérive. Nous désirons seulement formuler, des faits dont nous nous occuperons et qui sont désignés d'ordinaire sous le nom de *phototropisme animal*, ou de comportement phototropique, une définition caractéristique qui, d'une part, soit objective et indépendante de toute théorie ou hypothèse préalable sur la nature des phénomènes en question, et qui, d'autre part, soit suffisamment pratique, c'est-à-dire permette d'identifier à coup sûr ces phénomènes.

Un papillon de nuit se dirige vers une lumière; une punaise des lits fuit la lumière dans la direction de ses rayons. On dit dans le premier cas, qu'il y a *phototropisme positif*, dans le second, *phototropisme négatif*.

La première idée qui nous vient à l'esprit, si nous cherchons à caractériser ces réactions est la suivante: le phototropisme est une *attraction* ou une *répulsion*, suivant le cas, causée par la lumière.

(1) Du grec τροπή, tour, changement de direction, pivotement.

(2) Du grec φῶς, φωτός, lumière: tropisme causé par la lumière. Pour la discussion de la notion loebienne du phototropisme, voir notre autre ouvrage: *Le Phototropisme animal, exposé critique des problèmes et des théories*, ch. II.

Cependant les biologistes, depuis J. Loeb, n'acceptent point en général cette définition. Ils pensent, avec Loeb, que les termes attraction et répulsion désignent des notions obscures, susceptibles trop souvent d'interprétations « subjectives » empruntées à la psychologie humaine: besoins, tendances, préférences, etc... (3). Ils ne veulent, disent-ils, employer que des notions entièrement « objectives », c'est-à-dire qui ne contiennent que des indications de mouvements dans l'espace. Ils font alors le raisonnement suivant: pour qu'un animal se dirige vers un certain lieu, il faut nécessairement: 1° qu'il se tourne vers ce lieu; 2° qu'il se déplace dans la direction qu'il a prise. Les réactions des animaux « attirés » ou « repoussés » par la lumière peuvent donc être considérées comme étant composées de deux sortes de processus élémentaires: 1° des *mouvements d'orientation;* 2° des *mouvements de locomotion.*

A la suite d'un tel raisonnement, on s'attendrait à ce que ces biologistes définissent sous le nom de phototropisme animal une réaction complexe, faite de mouvements d'orientation et de mouvements de locomotion, et qui porte les animaux vers la lumière ou vers l'ombre.

Mais les Loebiens mêlent ici à leurs considérations objectives des préoccupations théoriques: des deux aspects du comportement phototropique des organismes libres, ils ne retiennent que le premier, pensant que les mouvements d'orientation sont seuls essentiels et caractéristiques de la réaction en question, et ne voyant dans les mouvements de locomotion que des phénomènes accessoires ou subordonnés, voire contingents. Cette attitude se montre nettement dans le texte suivant: « Dans les réactions héliotropiques des animaux qui se meuvent librement, dit Loeb, il faut distinguer deux phénomènes: 1° les animaux s'orientent par rapport à la source lumineuse; 2° ils se groupent du côté de la source lumineuse ou du côté opposé.

(3) On remarquera sans doute que les mots attraction et répulsion sont pourtant employés en astronomie et en électricité sans risque d'interprétations subjectives. Mais c'est qu'on est moins tenté d'attribuer à la matière brute des états de conscience pour expliquer ses mouvements ou ses propriétés.

De ces deux phénomènes, *c'est le premier qui est essentiel;* le second n'est qu'une conséquence accessoire » (4).

Ils en viennent alors à donner du phototropisme des définitions analogues à celle-ci, qui est de G. Bohn: « Nous donnerons le nom de tropismes à des mouvements où la volonté et les sentiments de l'animal ne sont pour rien, à des mouvements auxquels souvent l'animal ne peut résister, ces mouvements automatiques et irrésistibles ayant pour effet d'*orienter* l'organisme suivant la direction de l'excitant et assurant ainsi son équilibre (5) ».

Bref, le phototropisme, suivant la définition loebienne, est une réaction automatique d'orientation, accompagnée ou non de locomotion, vers des sources lumineuses ou en sens opposé, causée par l'action excitatrice de la lumière.

Bien que cette définition soit adoptée par la majorité des biologistes, ce n'est cependant point encore celle à laquelle nous nous arrêterons. En effet, si elle peut être dite objective, au sens que nous avons donné de ce mot, elle n'est point indépendante de toute théorie; elle en suppose une au contraire, sur les rapports des mouvements d'orientation et des mouvements de locomotion dans le comportement phototropique des organismes libres; et ces rapports posent un problème qu'il serait imprudent de supposer résolu dans une définition préliminaire.

Dans ces conditions, nous préférerons faire en quelque sorte machine en arrière et définir le comportement phototropique des organismes libres *dans son ensemble,* sans mettre l'accent d'avance sur tel ou tel élément de ce comportement. Nous dirons que:

Le comportement phototropique des animaux qui se meuvent librement est une réaction complexe faite de mouvements d'orientation et de mouvements de locomotion, vers des sources lumineuses — ou en sens inverse —, mouvements causés par l'action excitatrice de la lumière.

Cette définition nous paraît réunir les qualités que nous demandions: elle est objective, en ce sens qu'elle n'énonce que des faits observables, indépendante de toute théorie

(4) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie,* p. 251.
(5) Bohn, *La naissance de l'Intelligence,* p. 117.

puisqu'elle ne vise qu'à présenter les faits sous leurs aspects les plus marquants, et elle permet d'identifier facilement les phénomènes dont nous parlerons (6).

(6) Loeb a quelquefois donné du phototropisme animal des définitions qui se rapprochent beaucoup de notre définition du comportement phototropique des organismes libres. Par exemple : « Unter den Tropismen der Tiere, verstehen wir die zwangsmäszige *Orientierung* gegen ,resp. die zwangsmäszige *Progressivbewegungen* zu oder von einer Energiemenge. » (« Sous le nom de Tropismes chez les animaux nous entendons l'orientation forcée par rapport à une source d'énergie, c'est-à-dire des mouvements de locomotion forcés vers cette source ou en sens inverse. » (Loeb, *Die Tropismen, in: Winterstein's Handbuch der vergl. Physiol. 4ter Bd*, p. 452).

CHAPITRE II

LE MATÉRIEL BIOLOGIQUE DE NOS RECHERCHES: DAPHNIA PULEX DE GEER

C'est parmi les animaux aquatiques que l'on trouve assurément les organismes les plus convenables pour l'étude du phototropisme: leurs mouvements sont assez lents; leur milieu naturel peut être défini aujourd'hui par la physico-chimie d'une manière très satisfaisante pour le biologiste. Ces deux caractères facilitent beaucoup l'expérimentation: ils permettent en effet, d'une part de se contenter de champs d'expérience de dimensions restreintes, d'autre part de réaliser ces champs d'expérience dans des conditions physiques offrant le maximum de garanties

Que l'on compare ces avantages aux difficultés qu'offre l'étude des réactions motrices de la plupart des animaux aériens, celles des Insectes ailés par exemple. Ici, les mouvements sont très rapides et difficilement observables; il est peu aisé de faire varier à volonté les conditions physiques ou chimiques du milieu ou de constituer des champs d'expérience de grandeur voulue avec une suffisante précision.

En somme, avec les animaux aquatiques, c'est un peu comme si l'on étudiait des mouvements rapides sur un « film au ralenti ».

Nous avons choisi comme matériel pour nos recherches un petit Crustacé de la famille des Cladocères, *Daphnia pulex* de Geer (fig. 1). C'est un animal de deux millimètres de long environ, transparent, qui pullule dans beaucoup de nos mares du printemps à l'automne et y forme des essaims qui sautillent sous les rayons du soleil. Son appareil locomoteur est composé de deux grandes antennes

plumeuses qui jouent le rôle de rames. De face, entre ces antennes, on aperçoit un *œil composé* unique, de forme sphérique, constitué par 22 ommatidies, 11 de chaque côté. Trois paires de muscles orientent cet œil, mobile dans une cavité crânienne, dans tous les sens: muscles élévateurs, abaisseurs et latéraux.

L'œil composé se trouve à l'état de repos quand la lumière l'atteint par sa base (endroit où le nerf optique

Fig. 1. — Daphnia pulex de Geer.
Carapace, organes sensoriels et organes locomoteurs.
A_2: Antennes-rames. - Oe: Œil composé. - On: Œil nauplien. - C: Cerveau.

entre dans l'œil); le pôle antérieur du globe oculaire se trouve alors dans l'ombre portée par le pigment qui entoure chaque ommatidie et qui est particulièrement abondant dans la région du pôle postérieur. Ceci revient à dire que l'œil composé est très peu excité par la lumière quand les rayons lumineux tombent sur le dos de l'animal (1). Cette remarque nous servira beaucoup par la suite.

(1) Woltereck, *Funktion, Herkunft,* etc..., *Zoologica,* 1913.

Sous l'œil composé se trouve l'*œil* « *nauplien* », comprenant quelques ocelles (3 à 4). Chez les Daphnies, c'est très certainement un organe régressé.

En plus de ces organes photorécepteurs différenciés, les Daphnies possèdent une *sensibilité dermatoptique* que des observations faites sur des individus privés d'yeux ont mise nettement en évidence (2).

Les Daphnies nagent en faisant des bonds (d'où leur nom vulgaire: puces d'eau). Entre chaque bond, elles se laissent couler, leurs antennes-rames servant alors de parachute. La trajectoire de leur déplacement dépend: 1° de la direction de leurs bonds; 2° de la durée de la pause intermédiaire. Ainsi, pour que la trajectoire soit horizontale, il faut que l'amplitude des bonds, dans le sens vertical, compense exactement l'amplitude des chutes qui se produisent pendant les pauses intermédiaires. Quant à la vitesse de leur déplacement, elle dépend: 1° de l'énergie de leurs bonds; 2° de la durée des pauses intermédiaires. Ces mouvements ont été étudiés par WOLTERECK en 1913 (3).

Les plus grandes vitesses qu'atteignent les Daphnies sont de l'ordre d'un mètre par minute. Leurs mouvements sont donc assez facilement observables.

Les Daphnies peuvent être élevées en aquarium sans difficultés. Dans du jus de fumier renouvelé périodiquement, on peut en obtenir des générations parthénogénétiques qui se succèdent presque sans interruption. Les animaux dont nous nous sommes servi étaient presque toujours de cette provenance. La seule différence que nous ayons pu constater entre leur comportement à la lumière et le comportement d'individus récoltés dans la nature, c'est que ces derniers sont plus « positifs » que les premiers et supportent mieux les intensités lumineuses élevées.

Enfin les Daphnies présentent des réactions phototropiques très nettes, positives et négatives.

(2) Voir p. 42.
(3) *Op. cit.*

CHAPITRE III

HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LE PHOTOTROPISME DES DAPHNIES

Les réactions phototropiques des Daphines ont été étudiées bien avant nous et par maints auteurs. On peut même dire qu'il n'y a guère de Métazoaires qui aient été si souvent étudiés à ce sujet. Pour comprendre la raison de ce fait, il suffit de se reporter aux remarques que nous avons faites au chapitre précédent sur la netteté du phototropisme des Daphnies, la vitesse relativement faible de leur locomotion et la facilité avec laquelle on peut élever ces animaux en aquarium.

Les premières recherches sont de P. Bert, en 1869. Ce savant utilisa « le phénomène si remarquable de venir à la lumière » que présentent les Daphnies pour étudier l'action des diverses radiations du spectre sur leur œil. Il voulait déterminer par ce moyen comment les animaux inférieurs « perçoivent » la lumière. Des recherches de cet ordre ont été entreprises souvent par la suite, comme nous le verrons.

C'est seulement à partir de 1890 que, sous l'impulsion de J. Loeb, on étudie *comme telles* les réactions tropistiques des Daphnies à la lumière. On cherche alors à pénétrer le déterminisme ou la nature de ces réactions, c'est-à-dire à prendre parti pour ou contre la théorie générale des tropismes de Loeb. Aussi les recherches se multiplient-elles dans ce sens. Mais, en même temps, on continue à utiliser le phototropisme des Daphnies pour connaître les caractères de leur perception visuelle.

Il serait fastidieux et peu profitable de résumer toutes ces recherches une à une en suivant l'ordre chronologique.

Il nous serait en effet presque impossible, sans lasser l'attention du lecteur, de noter à chaque fois les buts poursuivis par l'auteur, les méthodes employées et les résultats obtenus, de comparer ces résultats à ceux d'expériences antérieures, de souligner les contradictions et de dégager les acquisitions réelles de connaissances.

Il nous paraît nécessaire d'abord d'alléger le plus possible cet historique en ne retenant que les travaux vraiment importants, ensuite de présenter cet historique sous la forme d'un exposé systématique des problèmes qu'ont cherché à résoudre les auteurs et d'une critique de leurs travaux.

*
* *

Ces problèmes sont au nombre de trois :

1° Détermination de la *luminosité relative* des diverses radiations spectrales pour les Daphnies. Autrement dit, étude de l'intensité de l'action des radiations sur l'organe visuel des Daphnies (*Helligkeitssinn* des physiologistes allemands).

2° Question de l'existence d'une *sensibilité chromatique* ou vision des couleurs chez les Daphnies (*Farbensinn*); sensibilité à la qualité de la lumière (longueur d'onde), radicalement distincte de la sensibilité à l'intensité de la lumière.

3° Problème de la *nature,* ou, plus modestement, du *déterminisme* des *réactions phototropiques:* s'agit-il de « mouvements forcés » au sens de Loeb, n'impliquant à aucun degré conscience ou sensibilité, véritables mécanismes réflexes d'orientation, ou s'agit-il au contraire des mouvements déterminés par des affections et se traduisant finalement par une adaptation plus ou moins parfaite de l'animal au monde extérieur?

De ces trois problèmes, le dernier seul forme le centre de nos préoccupations. Mais, d'une part, les recherches entreprises pour résoudre les deux premiers sont étroitement mêlées aux tentatives faites pour résoudre le troisième; d'autre part, nos propres recherches nous amèneront à prendre parti dans ces trois questions. Nous sommes donc tenu de les présenter ici sur un pied d'égalité.

Détermination de la luminosité relative des radiations spectrales pour les Daphnies

Les recherches qui se groupent sous cette rubrique s'appuient sur ce postulat que les radiations qui ont le plus d'action sur la motricité, c'est-à-dire qui « attirent » le plus les animaux phototropiques positifs, seraient aussi celles qui sont le plus lumineuses, c'est-à-dire qui permettent aux animaux de mieux voir les objets.

Les auteurs n'ont pas toujours expliqué suffisamment pourquoi ils supposaient cette relation entre l'effet moteur et la luminosité des radiations. Faisons-le pour eux.

On peut concevoir cette relation de deux manières: ou bien les animaux se dirigeraient vers les sources lumineuses *pour mieux voir* comme nous faisons quand nous nous approchons d'une fenêtre dans une chambre peu éclairée: ou bien, toutes les radiations exerceraient sur l'animal une action motrice « attractive », *par voie réflexe*, et cette action serait d'autant plus forte que l'excitation des cellules rétiniennes est plus intense. Or, tout ce que nous savons de la physiologie de la vision nous oblige à penser qu'une lumière nous paraît d'autant plus lumineuse qu'elle excite davantage notre œil, c'est-à-dire décompose plus rapidement les substances photosensibles contenues dans nos cellules rétiniennes. Donc la luminosité relative des radiations pour un animal phototropique positif doit pouvoir être mesurée par leur pouvoir attractif relatif.

Les auteurs que nous allons citer paraissent n'avoir pas nettement distingué ou choisi entre ces deux manières de voir. Tantôt ils semblent adopter l'une, tantôt l'autre (1).

Néanmoins, dans la pratique, les deux hypothèses conduisent à instituer les mêmes expériences.

P. Bert, en 1869, projette successivement sur des populations de Daphnies des radiations des diverses couleurs spectrales. Les Daphnies sont attirées, peu ou prou, par toutes les radiations du spectre visible pour l'Homme: elles sont insensibles à l'infra-rouge; l'ultra-violet n'a

(1) Voir par exemple: v. Hess, *Ueber Lichtreaktionen*, etc..., *Pflüger's Archiv*, 1919; p. 100-101, en particulier.

qu'une action douteuse sur elles; les rayons jaunes semblent avoir l'action la plus efficace.

Puis P. Bert projette un spectre entier sur une population de Daphnies. Les individus se répartissent très inégalement dans ce spectre: ils se concentrent dans l'orangé, le jaune surtout, et le vert; quelques-uns vont dans le bleu.

Or, c'est un fait bien connu que les radiations du spectre les plus lumineuses pour l'Homme sont les jaunes. P. Bert conclut donc à la quasi-identité des propriétés physiologiques des cellules rétiniennes des Daphnies et de celles de l'Homme (2).

Quarante ans après, en 1909, v. Hess reprend la question. Son mémoire de 1919, sur la sensibilité des Crustacés à la lumière, confirme, à peu de chose près, et précise les résultats de P. Bert (3).

Il opère d'abord comme celui-ci, en projetant un spectre entier sur une population de Daphnies (*Simultanmethode, Verteilungsmethode*) et observe que la concentration maxima des individus se fait autour de la radiation $\lambda = 530$ mμ (vert). Puis il entreprend plusieurs séries d'expériences ingénieuses destinées à comparer les effets des divers groupes de radiations spectrales à ceux d'un son (*Sukzessivmethode, Wechselbeleuchtungsmethode*).

Voici deux des plus typiques de ses expériences:

1° v. Hess avait remarqué, dès 1909, que lorsque l'on augmente l'intensité de la lumière excitatrice, les Daphnies descendent vers le fond de la cuve (*Erhellungsreaktion*) et qu'elles remontent (*Verdunkelungsreaktion*) quand on diminue l'intensité lumineuse. Nous verrons plus loin le mécanisme de ces réactions (p. 40).

Il en infère que l'on doit pouvoir mesurer le degré de

(2) P. Bert, *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous, Archives de Physiol.*, 1869.

(3) v. Hess, *Untersuchungen über den Lichtsinn*, etc..., *Archiv für Augenheilk.*, 1909; *Neue Untersuchungen*, etc..., *Pflüger's Archiv*, 1910; *Ueber eine Neue Methode*, etc..., *Archiv. vergl. Ophtalm.*, 1914; *Der Lichtsinn der Krebse, Pflüger's Archiv*, 1919; *Die Bedeutung des Ultraviolett*, etc..., *Pflüger's Archiv*, 1920; *Die Sehqualitäten der Insekten und Krebse, Deutsch. med. Wochenschr.*, 1922.

luminosité des radiations monochromatiques en faisant agir d'abord l'une d'elles sur les Daphnies et en la remplaçant brusquement par l'une quelconque des autres radiations spectrales. Si l'on obtient une chute, c'est que la dernière est plus lumineuse que la première; si l'on obtient une montée, c'est qu'elle l'est moins.

2° v. Hess projette à la fois sur une population de Daphnies des lumières de deux couleurs différentes, venant de directions opposées. Les Daphnies vont de pré-

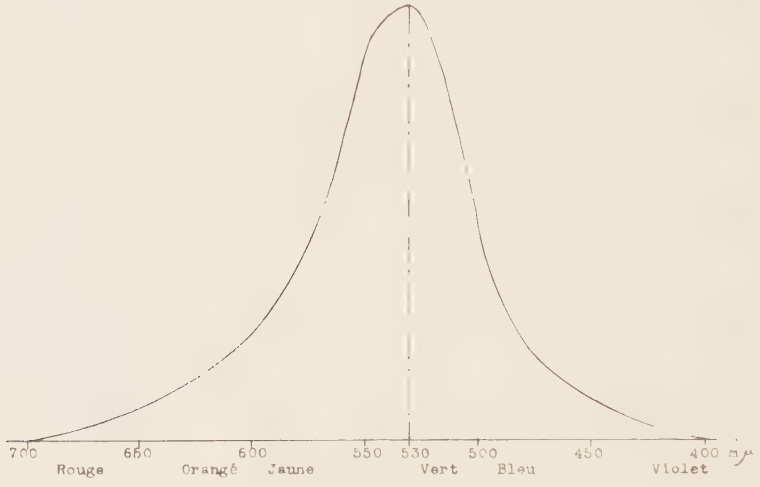


Fig. 2. — Courbe représentant la luminosité relative des radiations spectrales pour les daphnies, tirée des graphiques de v. Hess.

férence vers l'une ou vers l'autre de ces lumières, suivant le pouvoir attractif respectif de celles-ci. Il diminue alors l'intensité de l'une d'elles jusqu'à ce que la population ne présente plus aucune tendance à aller d'un côté ou de l'autre. C'est cette diminution d'intensité qui lui sert à apprécier le pouvoir attractif de la lumière à intensité variable relativement à celle dont l'intensité reste fixe. Et il compare ainsi l'effet des différentes régions du spectre visible à celui de l'une d'entre elles.

Les résultats obtenus par ces deux méthodes sont concordants. L'effet maximum des radiations se trouve

situé vers 530 mμ et décroît régulièrement de part et d'autre de cette longueur d'onde. Ces expériences permettent à v. Hess de tracer une courbe de la luminosité des radiations spectrales pour les Daphnies (fig. 2).

Cette courbe ressemble beaucoup à celles qui représentent les valeurs relatives de l'acuité visuelle, dans les différentes radiations spectrales, chez les Vertébrés. En particulier, elle est analogue à la courbe de la luminosité de ces radiations pour l'Homme achromatopsique total ou pour l'Homme normal adapté à l'obscurité, laquelle a également son maximum vers 530 mμ (4).

v. Hess conclut donc que les propriétés physiologiques de l'œil des Daphnies sont identiques à celles de l'œil humain totalement achromatopsique.

Question de la sensibilité chromatique des Daphnies

v. Hess s'appuyait sur deux faits principaux, tirés de ses expériences, pour nier l'existence d'une sensibilité propre à la couleur chez les Daphnies (comme aussi chez les autres Invertébrés et chez les Vertébrés inférieurs):

1° On peut toujours, disait-il, en augmentant ou en diminuant l'intensité d'une radiation donnée, égaliser son action attractive à celle d'une autre radiation (*Farbgleichung*). Si les Daphnies recherchaient de préférence une couleur à une autre, une telle égalisation ne devrait pas être possible *dans tous les cas*.

2° Les Daphnies ayant une sensibilité à la luminosité analogue à celle de l'Homme achromatopsique total et à celle de l'homme normal adapté à l'obscurité, ont vraisem-

(4) On sait en effet que l'Homme qui est totalement aveugle aux couleurs et l'Homme normal que l'adaptation à l'obscurité rend presque aveugle aux couleurs (« la nuit, tous les chats sont gris ») ne sont pas sensibles à l'action des diverses radiations spectrales exactement de la même manière que l'Homme normal adapté à la lumière du jour: pour celui-ci, les radiations les plus lumineuses se trouvent situées vers $\lambda = 580$ mμ; pour les deux premiers, le maximum de luminosité est déplacé vers la région des ondes les plus courtes et se situe aux environs de 530 mμ (chiffres donnés par v. Hess). Ce décalage du maximum de luminosité chez l'Homme normal s'appelle le « phénomène de Purkinje ».

blablement une sensibilité chromatique analogue, c'est-à-dire nulle ou quasi-nulle.

D'autres auteurs (v. Frisch et son école) ont vivement critiqué cette théorie de v. Hess. Il s'en est suivi une longue polémique de plus de vingt ans. Nous n'en retiendrons que ce qui a trait à notre sujet, le phototropisme des Daphnies.

v. Frisch fait remarquer que le deuxième argument de v. Hess est un raisonnement par analogie, fort sujet à caution, et que, de toutes manières, il ne constitue pas une preuve. En effet, il n'est pas du tout évident que le maximum de luminosité à 530 mμ qui coincide chez l'Homme avec l'achromatopsie soit nécessairement lié dans tout le règne animal à une cécité totale aux couleurs.

Ensuite ces auteurs se sont attachés à montrer, par des faits, qu'il existe une sensibilité chromatique chez les Daphnies.

Le principe de leurs recherches peut s'énoncer comme suit :

Si les Daphnies possèdent, à côté de leur sensibilité à la luminosité, une sensibilité chromatique, c'est-à-dire une sensibilité dépendant exclusivement des longueurs d'onde des radiations, leurs réactions tropistiques doivent manifester une certaine dépendance constante vis-à-vis de ces longueurs d'onde, quelles que soient les variations de l'intensité de l'éclairement pendant les expériences.

A ces recherches sont attachés les noms de v. Frisch et de Kupelwieser (1913), W.-F. Ewald (1914) et O. Koehler (1924).

Expériences de v. Frisch et Kupelwieser (5).

« Si l'on laisse s'adapter à une lumière blanche d'intensité moyenne un matériel approprié de *Daphnia magna* ou de *D. pulex*, les animaux au bout de quelque temps se répartissent uniformément dans leur cuve ». Une diminution suffisante de l'intensité de la lumière cause alors des

(5) v. Frisch et Kupelwieser, *Ueber den Einfluss der Lichtfarbe*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1913.

mouvements phototropiques positifs : une augmentation suffisante cause des mouvements négatifs.

Si l'on place devant la source un filtre bleu (solutions colorées de Nagel, contrôlées spectroscopiquement), on diminue l'intensité de la lumière (puisqu'on arrête certaines radiations). Cependant les Daphnies deviennent négatives.

Si l'on ajoute à la lumière blanche à laquelle les Daphnies sont adaptées une lumière jaune, on augmente l'éclairement. Cependant les Daphnies deviennent positives.

On constate d'autre part qu'en ajoutant une lumière bleue à la lumière blanche d'adaptation les Daphnies deviennent négatives, et qu'en retranchant de la lumière blanche d'adaptation les radiations autres que les jaunes, les Daphnies deviennent positives.

Ainsi, malgré des variations d'intensité de la lumière en sens inverse, les Daphnies conservent les mêmes réactions vis-à-vis des mêmes couleurs, le bleu et le jaune.

En employant successivement de la sorte des radiations dans les diverses régions du spectre, v. Frisch et Kupelwieser s'aperçurent que le rouge, le jaune et le vert jusqu'à la raie b de Frauenhofer (515 mμ) rendent les Daphnies positives et que le bleu-vert, le bleu et le violet les rendent négatives.

Et ils conclurent à l'existence d'une sensibilité chromatique chez les Daphnies.

Expériences d'Ewald

Indépendamment de v. Frisch et Kupelwieser, Ewald fit, vers le même temps des expériences analogues (6). Il employa comme sources de lumières colorées des papiers de Héring. Dans une première série d'expériences, ces papiers remplaçaient des papiers blancs qui fournissaient la lumière d'adaptation. Dans une seconde série d'expériences, les lumières colorées étaient projetées

(6) Ewald, *Versuche zur Analyse der Licht- und Farbreaktionen*, etc..., *Zeitschr. Sinnesphysiol.*, 1914.

sur des Daphnies adaptées au noir. Enfin, dans une troisième série, les papiers de Héring fournissaient alternativement les lumières d'adaptation et les lumières destinées à causer les réactions.

Les résultats furent concordants et à peu près semblables à ceux de v. Frisch. Ewald donna même une courbe où les puissances attractives ou répulsives des couleurs

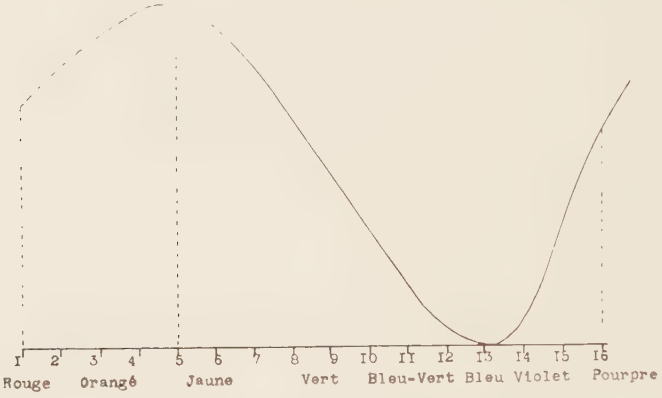


Fig. 3. — Courbe d'Ewald des puissances attractives des couleurs chez les Daphnies.

En abscisses : les 16 papiers colorés de Héring.
En ordonnées : valeurs excitatrices de ces couleurs pour des Daphnies adaptées à une intensité moyenne.
Les unités de longueur des abscisses et des ordonnées sont arbitraires. Par conséquent, on ne doit pas lire que le jaune attire x fois plus que le bleu-vert ,etc..., mais que le jaune attire plus que le vert et beaucoup plus que le bleu-vert, etc... Cette courbe n'indique donc que les rapports des effets physiologiques.

sont symbolisées d'après la grandeur apparente des réactions (fig. 3).

Expériences de Koehler

Koehler reprend la question dix ans après Ewald en profitant de toutes les connaissances acquises sur les réactions des Daphnies grâce aux recherches antérieures (7).

(7) O. Koehler, *Ueber das Farbensehen von Daphnia magna Strauss*, *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1924.

Il distingue trois états d'adaptation chez ces animaux: adaptation à l'obscurité complète, adaptation à des lumières de forte intensité. Les Daphnies adaptées à l'obscurité fuient la lumière, quelles que soient les longueurs d'onde des radiations auxquelles on les expose. Les Daphnies adaptées à des lumières de forte intensité recherchent indistinctement toutes les lumières colorées qu'on leur présente. Dans ces deux états d'adaptation les Daphnies seraient donc aveugles aux couleurs. Au contraire, dans l'état d'adaptation aux intensités moyennes, elles se comportent comme l'ont dit Frisch et Kupelwieser, puis Ewald, c'est-à-dire positivement vis-à-vis des ondes longues (limite inférieure 520 mμ), et négativement vis-à-vis des ondes courtes (limite supérieure 480 mμ).

Bref, tous ces résultats sont tellement concordants qu'il y aurait, semble-t-il, quelque mauvaise grâce à ne pas admettre l'existence d'une sensibilité dichromatique chez les Daphnies.

Cependant, on ne peut manquer d'être frappé du désaccord qui subsiste entre les résultats des travaux de v. Frisch, Ewalt et Koehler d'une part et les résultats des travaux de P. Bert et de v. Hess d'autre part: les puissances attractives des diverses régions du spectre ne sont pas du tout selon les uns ce qu'elles sont selon les autres; pour les premiers, c'est le rouge qui attire le plus les Daphnies, pour les seconds, c'est le vert. Ce désaccord est à retenir, à cause de son importance pour la question du déterminisme des réactions phototropiques, dont nous allons maintenant parler (8).

Problème de la nature ou du déterminisme des réaction phototropiques des Daphnies

« Le phénomène si remarquable de venir à la lumière » que présentent les Daphnies a été considéré, nous l'avons déjà noté, par les auteurs antérieurs à 1890 (p. Bert, J.

(8) Voir pour toute cette discussion: v. Hess, *Farbenlehre, Ergebnisse der Physiol.*, 1922; v. Frisch, *Das Problem des tierischen Farbensehen, Naturwiss.*, 1923; O. Koehler, *Ueber das Farbensehen von Daphnia magna, Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1924.

Lubbock, Graber, etc...) et par certains auteurs postérieurs (v. Hess) comme le fait d'une *préférence:* préférence d'un groupe donné de radiations à des radiations d'une autre longueur d'onde.

Or, le mot préférence ne peut avoir qu'un sens ici, celui d'un choix déterminé par des affections de plaisir ou de peine. C'est pourquoi l'on inventa le terme de *photopathie* pour désigner ces réactions des animaux à la lumière que nous appelons communément depuis Loeb phototropiques (9).

Les méthodes employées à cette époque pour étudier les « photopathies » sont exclusivement des méthodes statistiques: on détermine, par la répartition moyenne des individus dans les régions du milieu diversement éclairées, leur préférence pour telle ou telle lumière.

En 1890, paraît un ouvrage qui vient bouleverser ces conceptions. C'est l'œuvre de début de J. Loeb: *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* L'auteur y étudie les *mouvements d'orientation et de locomotion* des animaux causés par la lumière, et non plus les répartitions statistiques des animaux dans des champs lumineux. Il soutient que ces mouvements sont de même nature que les mouvements héliotropiques des plantes, qu'ils obéissent exactement aux mêmes lois, qu'ils doivent être considérés également comme des phénomènes d'ordre physico-chimique, n'impliquant en aucune manière l'action de « facteurs psychiques » tels que conscience, affection, préférence. Suivant l'expression de Loeb, les mouvements tropistiques des animaux et des plantes sont des « mouvements forcés ».

Nulle part dans cet ouvrage Loeb ne parle des Daphnies. Il ne s'intéressera au phototropisme de ces animaux que plus tard. Mais sa doctrine est déjà fixée d'une manière immuable dans ses grandes lignes; et Loeb, dans

(9) D'après Rose (*La question des Tropismes,* p. 151), c'est Graber qui aurait inventé le terme de photopathie en 1884. Nous n'avons pas retrouvé ce mot dans l'ouvrage de Graber de 1884 (*Grundlinien,* etc...). Cependant il n'est pas douteux que ce mot ne réponde à la pensée de Graber.

des expériences ultérieures, retrouvera — ou plutôt s'efforcera de retrouver — partout les mêmes caractères de ce qu'il appelle désormais le « phototropisme animal ».

Reprenons rapidement les points essentiels de cette doctrine (10):

1° Le phototropisme est essentiellement une réaction mécanique d'*orientation*. L'animal, doué par ailleurs de motilité, est conduit vers la source lumineuse ou vers l'ombre parce qu'il est orienté mécaniquement par la lumière. L'action de la lumière cause un pivotement de l'animal, dans le plan horizontal, vers la source si l'animal est « positif », en sens opposé s'il est « négatif », mais toujours de manière à amener l'axe longitudinal de son corps dans la direction des rayons.

Comment la lumière peut-elle causer ce pivotement? En agissant avec des intensités différentes sur les deux moitiés du corps de l'animal, ou plus exactement, sur les organes photosensibles répartis symétriquement de part et d'autre de l'axe longitudinal du corps. Ces excitations d'intensités différentes provoquent à leur tour des différences de tension (réflexes toniques) dans les muscles des appendices locomoteurs latéraux, et l'animal tourne sur lui-même jusqu'à ce qu'il se trouve placé dans la direction des rayons lumineux; le pivotement cesse alors, car, dans cette position l'excitation des organes sensibles est égale de part et d'autre du plan de symétrie du corps.

Les deux facteurs principaux des réactions phototropiques sont donc la *direction des rayons lumineux* et la *symétrie de l'organisme* (11).

2° Les réactions phototropiques sont d'autant plus nettes ou d'autant plus rapides que l'intensité de l'action de la lumière est plus forte. Quand on emploie des radiations

(10) Pour plus de détails ,voir notre ouvrage déjà cité: *Le Phototropisme animal*, etc..., ch. II.

(11) Il est à noter que le sens (positif ou négatif) de la réaction pose un problème auquel Loeb ne répond que par des hypothèses: il *suppose* que chez les animaux « positifs » l'action de la lumière a pour effet une augmentation du tonus des muscles du côté éclairé, et que chez les animaux « négatifs » c'est le contraire qui se produit, c'est-à-dire une augmentation du tonus des muscles du côté à l'ombre. Autant dire qu'il ne résout pas cette question, d'un intérêt capital cependant.

monochromatiques, on observe une bien plus grande efficacité des rayons bleus ou violets que des rayons rouges ou jaunes. C'est la *loi de l'efficacité des radiations les plus réfrangibles*, déjà découverte par J. v. Sachs en 1887 lorsqu'il étudiait le phototropisme des végétaux.

3° Les réactions phototropiques des animaux n'ont *aucun caractère adaptatif*. N'étant conduits que par la direction des rayons lumineux, les animaux passent d'une zone fortement éclairée à une zone moins éclairée — ou inversement — sans changer de route, si la lumière vient toujours de la même région de l'espace. Bien mieux, ils peuvent traverser, dans leur marche vers la lumière, des zones d'intensité quelconque, et même l'image réelle du soleil formée par une lentille au sein de leur milieu aquatique (12).

Les réactions phototropiques sont donc indépendantes de tous processus d'adaptation à une lumière donnée, de toute « photopathie ».

Il importe maintenant de voir quel sort ont eu ces trois affirmations principales de Loeb dans les recherches qui ont été poursuivies par la suite sur le phototropisme des Daphnies.

1° *Orientation des Daphnies par rapport aux rayons lumineux*

Un premier groupe de recherches concerne *les rapports de la direction de la nage avec la direction des rayons lumineux*.

En 1897, Davenport et Cannon montrent que les Daphnies suivent comme l'indique Loeb, la direction des rayons lumineux dans leurs déplacements phototropiques, même si, pendant ces déplacements, elles passent d'une zone fortement éclairée à une zone beaucoup plus obscure. La direction des rayons lumineux joue donc le rôle essentiel dans ces réactions (13).

(12) Loeb, *Der Heliotropismus der Thiere*, etc..., p. 88-89.

(13) Daventort et Cannon, *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light*, *Journ. Physiol. London*, 1897.

Mais YERKES, en 1900, reprenant un dispositif déjà employé par STRASSBURGER en 1878 et par OLTMANNS en 1892 pour étudier les réactions des Flagellés verts, montre que les déplacements des Daphnies peuvent être indépendants de la direction des rayons lumineux. Il se sert d'une cuve en verre, rectangulaire, remplie d'eau, éclairée par une rampe de bougies. Devant la cuve, il place un prisme de verre rempli de gélatine teintée d'encre de Chine, de manière à absorber plus ou moins, suivant les régions, la lumière qui pénètre dans la cuve: le prisme teinté sert en un mot d'écran dégradé (voir fig. 12, p. 91).

Dans la partie la plus sombre de la cuve, il met des Cladocères (*Simocephalus vetulus*). La moyenne des animaux se déplace dans la cuve vers la région la plus éclairée. Or, le sens de ce déplacement fait un angle droit avec la direction des rayons lumineux (14). Donc la direction de la locomotion n'est pas aussi étroitement subordonnée à la direction des rayons que le pensait LOEB (15).

Beaucoup plus tard, en 1921, BIERENS de HAAN (16) et, en 1924, ALVERDES (17) étudient les déplacements des Daphnies soumises à l'action de deux faisceaux de rayons parallèles venant de deux directions faisant entre elles un certain angle. On sait que, suivant LOEB, un animal phototropique mis en expérience dans ces conditions se meut le long de la bissectrice de l'angle formé par les rayons des deux sources, si les lumières ont la même intensité (*loi des résultantes*). Les auteurs précités, reprenant cette expérience avec des Daphnies, constatent qu'elles paraissent se conduire selon la loi des résultantes si l'angle des

(14) *Théoriquement,* on peut le penser. Mais pratiquement il n'en est pas de même: à cause des réflexions impossibles à éviter, il vient des rayons d'à peu près toutes les directions vers un endroit quelconque de la cuve. L'expérience n'est donc pas très probante. Cet appareil, qui n'est pas très bon pour étudier les rapports de la direction de la locomotion avec la direction des rayons, peut être au contraire très utile pour étudier les répartitions statistiques des animaux dans des lumières d'intensités différentes (voir p. 92).

(15) YERKES, *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ. Physiol.,* 1900.

(16) BIERENS DE HAAN, *Phototaktische Bewegungen bei doppelter Reizquelle,* etc..., *Biol. Centralbl.,* 1921.

(17) ALVERDES, *Das Verhalten positiv phototaktischer Daphnien,* etc..., *Zeitschrift wiss. Zool.,* 1924.

rayons est assez petit. Mais au-delà d'une certaine limite de cet angle, les Daphnies, après avoir effectué un certain parcours le long de la bissectrice, bifurquent vers l'une ou l'autre source. Le point de bifurcation est appelé *Entscheidungspunkt*, terme emprunté à v. BUDDENBROCK qui avait observé de tels faits sur d'autres animaux (1922).

Bref, toutes ces recherches, dans leur ensemble, paraissent montrer que la direction des rayons lumineux et l'orientation axiale du corps de l'animal ne jouent pas, dans le déterminisme des réactions phototropiques, le rôle essentiel que supposait LOEB. Il est seulement dommage que ces recherches ne soient pas nettement concluantes.

Plus important pour nous, et plus significatif, est un autre groupe de recherches, avant eu pour objet l'étude détaillée des *processus d'orientation des Daphnies par rapport aux sources de lumière.*

Cette étude a été commencée par RADL en 1902 (18). RADL remarque que, quand on augmente l'intensité de la lumière, l'œil composé de la Daphnie se tourne vers le bas de son corps (raccourcissement des muscles abaisseurs ventraux) et que, quand on la diminue, il se tourne vers le haut (contraction des muscles élévateurs dorsaux); que le corps de la Daphnie cherche à reprendre sa position normale par rapport à l'œil, celle où les muscles élévateurs et abaisseurs sont dans un état d'égale contraction. Par conséquent, quand l'intensité augmente, l'animal a tendance à descendre; quand elle diminue, il a tendance à monter. Ce sont les « Erhellungsreaktionen » et les « Verdunkelungsreaktionen » de v. HESS.

Si l'intensité lumineuse reste constante, l'œil des Daphnies fixe la source dans une position déterminée et leur corps s'efforce de conserver sa position normale en amenant tous les muscles oculaires (élévateurs, abaisseurs et latéraux) à un état d'égale contraction.

Tous ces faits ont été retrouvés en 1909 par v. HESS (19); en 1910 par EWALD (20); en 1913 par

(18) RADL, *Ueber den Phototropismus*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1901, et: *Untersuchungen über edn Phototropismus der Tiere*, Leipzig, 1903.

(19) v. HESS, *Untersuchungen über den Lichtsinn*, etc..., *Archiv für Augenheilkunde*, 1909.

(20 EWALD, *Ueber Orientierung, Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910.

v. Frisch et Kupelwieser (21); en 1913 par Woltereck (22).

Ewald note de plus que « l'extirpation des yeux cause la désorientation de l'animal et une diminution de la force du battement des antennes ». Cela se comprend fort bien: l'œil n'étant plus là pour fixer la lumière, le corps de l'animal prend par rapport à la direction des rayons lumineux une position quelconque.

Et Loeb se fondait précisément sur les observations de Radl et d'Ewald pour confirmer sa théorie du rôle des excitations symétriques dans le mécanisme de l'orientation axiale phototropique (23).

En réalité, il se trompait en partie sur ce point. Car, si les observations dont nous venons de parler montraient bien le rôle des excitations des éléments symétriques de l'œil dans le maintien de l'orientation axiale du corps, elles ne prouvaient pas du tout que cette orientation se fît selon le mécanisme qu'indiquait Loeb, c'est-à-dire par des *réflexes toniques* augmentant ou diminuant l'état de contraction permanente des muscles des appendices locomoteurs symétriques (ici, antennes-rames). Elles montraient au contraire nettement l'existence de réflexes coordonnés d'orientation, dépendants de l'excitation des différentes parties de l'œil, *réflexes moteurs* par conséquent, radicalement distincts des réflexes toniques de l'activité posturale. L'existence de tels réflexes, dans ce mode d'orientation que A. Kühn a appelé plus tard *orientation télotactique*, et qui est général chez tous les Métazoaires à yeux nettement différenciés et mobiles, ne fait plus de doute aujourd'hui (24).

Bref, ces observations conduisaient plutôt à une théorie physiologique de l'orientation axiale qu'à la théorie purement physico-chimique de Loeb.

(21) v. Frisch et Kupelwieser, *Ueber den Einfluss der Lichtfarbe, Biol. Centralbl.*, 1913.

(22) Woltereck, *Funktion, Herkunft*, etc..., *Zoologica*, 1913.

(23) Loeb, *Die Tropismen*, in: *Winterstein's Handbuch*, 4ter, Bd, Iena, 1913, p. 468.

(24) Voir sur ce point notre ouvrage déjà cité: *Le Phototropisme animal*, etc..., ch. IV.

Mais ce n'est pas tout. Des recherches plus récentes nous ont d'autre part appris qu'il existe chez les Daphnies d'autres processus d'orientation que les processus de l'orientation télotactique, et que ceux-là jouent, dans le comportement phototropique, un rôle non moins important que ceux-ci. Nous voulons parler des recherches de H. Schulz (25) qui datent de 1928.

Schulz reprend l'étude du phototropisme des Daphnies aveuglées par l'extirpation des yeux (œil composé, œil nauplien, œil composé et œil nauplien). Il confirme d'abord pleinement les résultats des travaux de ses prédécesseurs: l'orientation précise du corps par rapport au flux lumineux disparaît chez les Daphnies aveugles. *Mais tous les autres caractères de leurs réactions phototropiques se conservent:* les Daphnies aveugles se dirigent vers la lumière, en « tâtonnant », c'est-à-dire en décrivant des courbes, ou des cercles, ou des zig-zags; on observe aussi qu'elles forment des rassemblements massifs dans la région d'un champ lumineux non-uniforme où l'on peut considérer que l'intensité lumineuse a une valeur optima (lumière blanche); et si l'on projette sur les Daphnies aveugles un spectre prismatique, elles se rassemblent en majorité dans le vert et le jaune-vert, exactement comme les Daphnies normales étudiées par P. Bert et v. Hess.

Les processus d'orientation télotactique peuvent donc faire défaut chez les Daphnies sans que, pour cela, leurs réactions locomotrices dirigées vers des sources de lumière soient abolies. Voici la conclusion de Schulz lui-même sur ce point: « Eine zum Licht gerichtete Bewegung ist also auch unabhängig von dem Augenantennen-apparat möglich, der ja doch durch die Operation vollkommen gestört worden ist ». (Un mouvement de locomotion dirigé vers la lumière est donc possible indépendamment de l'appareil yeux-antennes [qui sert à l'orientation axiale], lequel a été complètement détruit par l'opération [de l'extirpation des yeux]) (p. 537).

(23) Schulz, *Ueber die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse (Daphnien)*, *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1928.

Ces expériences de H. Schulz prouvent également l'existence d'une *sensibilité dermatoptique* chez les Daphnies, sensibilité qui joue, comme nous venons de le voir, un rôle très important dans leurs réactions phototropiques, rôle sur lequel nous reviendrons par la suite (4e partie, p. 153).

Ainsi donc, les expériences de Schulz nous montrent qu'il faut distinguer, dans le comportement phototropique des Daphnies deux sortes de processus d'orientation:

1° des *processus d'orientation précise, axiale,* du corps, déclenchés par les excitations de l'œil composé (orientation télotactique);

2° des *processus d'orientation grossière,* déclenchés par les excitations de la sensibilité dermatoptique, qui tournent l'animal vers la lumière sans l'orienter avec précision et qui, de pivotements en pivotements, finissent par le conduire dans le voisinage de la source lumineuse.

Tous ces processus sont des réflexes moteurs, et non des réflexes toniques, comme le voulait Loeb. Il ne s'agit pas de différences de contraction tonique entre les muscles des deux moitiés du corps, mais de véritables mouvements d'orientation. Les résultats des recherches entreprises sur l'orientation phototropique des Daphnies ont donc complètement infirmé les vues théoriques de Loeb sur cette question.

2° *Rapidité des réactions phototropiques et intensité de la lumière Efficacité des radiations spectrales*

D'après Loeb, la précision et la rapidité des réactions phototropiques dépendent de l'intensité de l'action de la lumière. Dans l'esprit de cet auteur, « précision » et « rapidité » s'entendent des processus d'orientation du comportement phototropique. Loeb ne semble pas avoir eu nettement l'idée que la lumière pouvait agir également sur la locomotion; autrement dit, que la rapidité des mouvements de nage pouvait être en relation avec l'intensité lumineuse. Pour lui, un animal phototropique positif va plus ou moins rapidement vers la lumière parce qu'il

décrit plus ou moins de sinuosités dans son trajet, c'est-à-dire parce qu'il est orienté avec plus ou moins de précision. Bref, Loeb a méconnu ce qu'on appelle aujourd'hui la « photokinèse » : déclenchement de mouvements de locomotion, augmentation de la rapidité de ces mouvements, en corrélation avec l'augmentation de l'intensité lumineuse.

Peu de recherches ont été entreprises sur ce sujet. Davenport en 1897, constate que la vitesse des mouvements positifs des Daphnies croît avec l'intensité de la lumière. Il attribue, conformément aux idées de Loeb, cette plus grande rapidité à une plus grande précision de l'orientation (26). En 1901, Yerkes confirme l'accroissement de vitesse, mais l'attribue à deux facteurs au lieu d'un : la précision de l'orientation et la rapidité des mouvements de nage. Il reconnaît donc une action « kinétique » de la lumière (27). Et c'est à peu près tout ce que nous trouvons, dans la longue suite des travaux consacrés au phototropisme des Daphnies, sur la relation de la vitesse des mouvements de nage positifs avec l'intensité de la lumière blanche.

Au sujet de l'efficacité relative des radiations monochromatiques, nous trouvons au contraire un nombre considérable de travaux : ce sont ceux que nous avons déjà examinés plus haut (ceux de P. Bert, v. Hess, v. Frisch, Koehler etc...). Il suffit de les rappeler pour montrer qu'ils sont tous en désaccord avec Loeb. Celui-ci tient à la loi de l'efficacité des radiations les plus réfrangibles (violet, bleu, etc...), dans laquelle il voit une preuve de l'identité du phototropisme animal et de l'héliotropisme végétal. Au contraire, v. Hess pense que ce sont les radiations jaunes-vertes qui ont le plus d'efficacité, et v. Frisch et ses partisans croient que ce sont les radiations les moins réfrangibles ! Le désaccord est maintenant total. Deux citations achèveront de le marquer :

« Loeb conclut à l'identité des phototropismes animaux

(26) Davenport et Cannon, *On the determination*, etc..., *Journ. Physiol.*, London, 1897.

(27) Yerkes, *Reactions of Entomostraca*, etc..., II ; *Reactions of Daphnia and Cypris*, *Amer. Journ. Physiol.*, 1901.

et végétaux et resta ferme dans son erreur, bien que mes mesures aient montré que les deux processus non seulement étaient loin d'être identiques, mais encore étaient fondamentalement différents. Le maximum des mouvements héliotropiques des Plantes est du bleu au violet (de 475 mμ à 465 mμ environ) et la courbe tombe à partir de là vers les grandes ondes si rapidement que, vers 534 mμ, la grandeur de ces mouvements n'est plus que la 1/2.600e partie de ce qu'elle est au maximum de la sensibilité (Blaauw, (1909). Au contraire, j'ai pu montrer pour toutes les réactions à la lumière des Invertébrés, jusqu'ici étudiées, que le maximum est entre 535 mμ et 525 mμ, par conséquent là où l'effet héliotropique est près du minimum chez les Plantes » (28).

Et Koehler, constatant que les Daphnies sont attirées par les grandes ondes et repoussées par les ondes courtes, condamne à son tour Loeb et l'exécute en quelques lignes:

« Il déclare que la lumière bleue rend les animaux plus positifs que la lumière jaune. Mais on ne peut se fier à ses affirmations, car il ne donne aucun renseignement sur la façon dont il a conduit ses expériences, sur les sources de lumières, sur leurs rapports d'intensité, etc... » (29).

C'est un peu vite dit. Car, d'abord, il est difficile de penser que Loeb ait pu se tromper à ce point; ensuite, ses contradicteurs ne sont point d'accord entre eux, tant s'en faut!

Les recherches ultérieures ne peuvent donc condamner les idées de Loeb sur l'efficacité des radiations monochromatiques (30). Mais, d'autre part, elles ne nous avancent guère, et notre incertitude, dans cette question, reste à peu près complète.

(28) v. Hess, *Farbenlehre, Ergebnisse der Physiol.*, 1922, p. 99.

(29) Koehler O., *Ueber das Farbensehen von Daphnia magna, Zeitschr. für vergl. Physiol.*, 1924, début.

(30) Une évolution très curieuse des idées de Loeb à ce sujet s'est produite à la longue. Vingt-six ans après son premier ouvrage ,Loeb finit par déclarer que la sensibilité héliotropique des êtres dans les différentes régions du spectre présente *deux maxima*: un dans le bleu-violet ,l'autre entre le vert et le jaune (Loeb et Wasteneys, *The relative efficiency of various parts of the spectrum*, etc..., *Journ. Exper. Zoology*, 1916). Que s'est-il donc passé dans l'intervalle? Tout simplement ceci: Loeb a été influencé par les opinions de v. Hess et il

3° *Rapports du phototropisme et de la photopathie*

Loeb niait que les réactions phototropiques des animaux fussent d'ordre photopathique, c'est-à-dire pussent être considérées comme dues à la « recherche » d'une région de l'espace où règne une lumière d'une intensité optima. Cependant il avait été bien obligé de reconnaître, dès 1890 (31), que l'intensité de la lumière a une influence prépondérante sur le sens de la locomotion. Il avait montré en effet, à cette époque, que le *changement du signe du phototropisme* (ou renversement du sens de la marche), phénomène très fréquent chez la plupart des animaux, dépend de deux variables principales: l'intensité de la lumière et le temps d'exposition.

Quelques travaux ultérieurs nous ont fait connaître chez les Daphnies des faits de même ordre:

1° Yerkes observe en 1900 que les Daphnies vont d'abord vers la partie la plus éclairée de la cuve située derrière le prisme de gélatine (voir p. 39); puis, qu'elles reviennent en arrière et exécutent une série d'allées et venues pour finir par se cantonner, pense l'auteur, dans l'intensité lumineuse la plus convenable pour elles, c'est-à-dire celle à laquelle elles sont « naturellement accordées (32).

2° Ewald (33) en 1913, et G. L. Clarke (34) en 1932, étudiant les mouvements périodiques si curieux qu'effectuent les Daphnies, tantôt vers la lumière, tantôt en sens

a entrepris, pour les vérifier, des expériences sur plusieurs espèces animales, en particulier sur les nauplii de *Balanus perforatus* (Loeb et Maxwell, *Further proof of the identity*, etc..., *Univ. of California publ. in Physiol.*, 1910). *Ces expériences étant conduites par des méthodes semblables à celles de v. Hess ont donné des résultats semblables à ceux de cet auteur.* D'où l'attitude de Loeb à partir de 1910. Cela ne l'empêcha pas d'ailleurs de continuer à affirmer l'identité des phototropismes animaux et végétaux, car, dit-il, chez ceux-ci, on trouve également deux maxima (chez *Chlamydomonas* et *Phycomyces* dans le vert, chez *Pandorina* et *Euglena* dans le bleu-violet).

(31) Loeb et Groom, *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1890.

(32) Yerkes, *Reactions of Entomostraca*, etc..., *Amer. Journ. Physiol.*, 1900.

(33) Ewald, *Ueber Orientierung Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910.

(34) Clarke G.-L., *Quantitative aspects*, etc..., *Journ. Exp. Biol.*, 1932.

opposé, dans un cylindre de verre éclairé par un bout, observent que les changements du signe de leur tropisme sont liés à l'intensité de la lumière et à ses variations.

Toutes ces observations, si on les examine sans partipris, semblent nous montrer qu'il y a des rapports assez étroits entre la facilité ou la difficulté avec laquelle l'animal supporte l'action de la lumière excitatrice et la durée de ses périodes de phototropisme positif et de phototropisme négatif ; et par conséquent, d'une manière générale, entre les réactions photopathiques, où l'animal paraît aller à la recherche de l'intensité lumineuse qui lui convient le mieux, et les réactions phototropiques au sens loebien du mot.

Cependant, peut-on interpréter ces faits comme la preuve de l'identité de nature des réactions photopathiques et des réactions phototropiques en général ? On a voulu le faire. Ewald, par exemple, ne cache pas qu'il est partisan de la théorie de Jennings, théorie générale des tropismes opposée à celle de Loeb, et d'après laquelle l'animal n'est conduit vers des sources de lumière ou des régions éclairées avec une lumière d'une intensité déterminée que par des réflexes de nature photopathique (35).

Mais c'est aller trop vite en besogne. On ne peut oublier, malgré tous les partisans de la photopathie, les expériences accumulées par Loeb pour nous montrer le caractère impérieux, fatal, des réactions tropistiques ; l'indépendance — dans certaines limites tout au moins — des déplacements phototropiques des animaux, et surtout de leurs mouvements positifs, vis-à-vis des intensités lumineuses cependant fort différentes des zones qu'ils traversent. On ne peut oublier non plus que l'un des signes les plus nets du caractère impérieux des réactions phototropiques est le phénomène de la croissance de la vitesse des déplacements positifs corrélativement à la croissance de l'intensité de la lumière excitatrice.

(35) Nous faisons allusion ici à la théorie *psychologique* de Jennings et non à sa théorie purement *physiologique*. Voir à ce sujet notre autre ouvrage : *Le Phototropisme animal*, etc..., ch. III.

Force nous est donc de laisser en suspens la question des rapports des réactions phototropiques et des réactions photopathiques des Daphnies, de constater notre impuissance à juger, sur ce point encore, de l'exactitude de la théorie de Loeb, et d'attendre des précisions nouvelles (36).

*
* *

Si maintenant nous faisons le bilan de tout cet exposé sur les problèmes soulevés par le phototropisme des Daphnies et sur les recherches entreprises pour les résoudre, de manière à dégager les connaissances certaines que nous possédons sur ce sujet, voici à peu près ce que nous trouvons :

1° Un petit nombre de points seulement paraissent définitivement connus : ils concernent les processus d'orientation.

D'abord, nous voyons que l'hypothèse de Loeb, suivant laquelle la réaction phototropique est essentiellement une orientation axiale du corps due à des réflexes toniques, est devenue bien difficile à soutenir (en ce qui concerne les

(36) Il y a encore d'autres questions, mais de moindre importance, qui restent en suspens :

1° La question de l'action des *agents sensibilisateurs chimiques*, étroitement apparentée au problème de la nature mécanique ou physico-chimique du phototropisme. Voici ce qu'en disait Rose, un des spécialistes de cette question, en 1929 : « L'effet spécial des substances particulières ne peut être prévu à l'avance. Il ne dépend nullement de leur fonction chimique ni de leur structure moléculaire. Il n'y a pas non plus aucun rapport entre leur action et la possibilité de leur présence normale dans l'organisme... En réalité, nous ignorons absolument pourquoi des substances très efficaces agissent et quel est le mécanisme de leur action. Notre ignorance est totale à ce sujet. Tout au plus, pourrait-on parler d'action « spécifique » si ce terme n'avait le grave inconvénient d'être rapidement considéré comme doué d'une valeur explicative et d'empêcher toute recherche » (Rose, *La Question des Tropismes*, p. 171).

2° La question de *l'action des rayons ultra-violets*, apparentée aux problèmes de la sensibilité chromatique et de la nature photochimique du phototropisme.

3° La question de *l'adaptation sensorielle et de l'optimum d'intensité*, apparentée au problème des rapports de la photopathie et du phototropisme.

Nous parlerons de ces trois questions en leur lieu, au cours de notre travail, pour ne pas surcharger davantage cet exposé.

Daphnies, tout au moins): les processus d'orientation phototropique, chez ces animaux, sont le fait de réflexes moteurs coordonnés, comme nous l'ont appris les travaux de Radl, v. Hess, Woltereck, Schulz, etc...

Ensuite, les recherches des mêmes auteurs nous ont appris à distinguer deux sortes de processus d'orientation phototropique chez les Daphnies: 1° une *orientation télotactique,* ou axiale, précise, qui place l'axe du corps dans la direction de la source de lumière et qui est le fait de réflexes coordonnés déclenchés par des excitations de l'œil composé; 2° une *orientation grossière* de l'animal dans le flux lumineux, qui dépend de réflexes commandés par la sensibilité dermatoptique.

Nous sommes donc assez bien renseignés sur les processus d'orientation des Daphnies dans leur comportement phototropique.

2° Mais à côté de ce petit nombre de connaissances certaines, combien d'obscurités, combien de questions laissées sans réponse précise!

a) Nous savons qu'il y a des *rapports entre l'intensité lumineuse et la vitesse des déplacements positifs,* mais nous ignorons quelle loi les régit. Mieux encore: nous ignorons totalement s'il y a des relations entre l'intensité lumineuse et la vitesse des mouvements *négatifs.*

b) Nous entrevoyons bien des *rapports entre les réactions photopathiques et les réactions phototropiques,* mais nous ignorons presque tout du rôle de la photopathie dans le comportement phototropique.

c) Nous ne savons presque rien de ce qui concerne le *sens de la réaction* et nous n'avons que de vagues hypothèses à fournir sur les renversements du sens de la réaction ou *changements de signe du phototropisme.*

d) Enfin, nous ne savons pas du tout quelle est la *véritable influence de la longueur d'onde des radiations.* Pour les uns, ce sont les radiations les plus réfrangibles qui agissent au maximum dans les réactions phototropiques (Loeb); pour d'autres, ce sont les moins réfrangibles qui « attirent » le plus (v. Frisch); pour d'autres encore, ce

sont les radiations intermédiaires, vers 530 mμ (v. Hess).

La même incertitude subsiste quant à *l'existence d'une sensibilité propre à la couleur,* ou à la longueur d'onde, chez les Daphnies. Certes, les expériences de v. Frisch et Kupelwieser, Ewald, etc., semblent prouver qu'il y a chez ces animaux une sensibilité dichromatique, où les grandes ondes du spectre visible pour l'Homme seraient distinguées en bloc des ondes courtes. Mais nous ne sommes pas très surs de la validité des preuves expérimentales qu'apportent les auteurs susdits à l'appui de leur hypothèse, car il y a un désaccord profond entre les résultats de leurs travaux et les résultats obtenus par Loeb, d'une part, et par v. Hess d'autre part.

Or, si nous rassemblons ces questions laissées sans réponse précise et si nous les comparons toutes ensemble, nous constatons qu'elles ont toutes des rapports très étroits avec le problème suivant:

Pourquoi une Daphnie donnée va-t-elle, à un moment donné, plutôt vers la lumière que vers l'ombre, ou plutôt vers telle lumière que vers telle autre?

Et ce problème, on en conviendra aisément, est bien le plus important de tous ceux que puisse poser le comportement phototropique des Daphnies.

On a alors l'impression que la plupart des auteurs que nous avons cités ont « tourné autour » des points essentiels sans les aborder directement. A la suite de Loeb, entraînés par celui-ci dans son mouvement de pensée et prenant parti pour ou contre sa théorie, ils se sont préoccupés surtout de savoir par quels mécanismes se réalise l'orientation phototropique (positive ou négative) et ils ont laissé de côté la question, pourtant primordiale, du *sens de la réaction.* Les premiers chercheurs étaient sur une bien meilleure piste, puisqu'ils cherchaient à savoir pourquoi l'animal, dans certains cas, paraît « attiré » par la lumière, et pourquoi, dans d'autres, il paraît « repoussé » par elle. Malheureusement, leurs « explications » sont restées purement verbales: dire qu'un animal va vers une source de lumière parce que cela lui est agréable, c'est « baptiser » la réaction, et peut-être lui donner un nom qui ne lui

convient pas; ce n'est en tout cas pas l'expliquer véritablement.

Bref, nous ignorons à peu près tout des impulsions motrices qui portent les Daphnies vers les lumières ou vers l'ombre. Une telle constatiòn ne manquera pas de nous étonner quelque peu.

CHAPITRE IV

BUTS DU PRÉSENT TRAVAIL

Cependant, parmi les nombreux travaux qui ont été entrepris au sujet du phototropisme des Daphnies, nous devrions trouver de quoi satisfaire en partie notre curiosité. Car, enfin, les chercheurs, bien que guidés par des hypothèses qui n'étaient peut-être pas bonnes, ont observé des faits, ont étudié positivement ces faits, ont établi des relations entre ces faits, ont même, dans certains cas, procédé à des mesures. Quelques-uns ont tenté, par exemple, de déterminer quantitativement le pouvoir « attractif » ou « répulsif » relatif des radiations spectrales.

Mais, comme nous l'avons vu, les résultats de leurs travaux, confrontés les uns avec les autres, se contredisent mutuellement, et sont à cause de cela à peu près inutilisables.

Que tant d'efforts aient abouti à tant d'incertitudes, il doit y avoir une raison à cela.

Cette raison n'est pas bien difficile à découvrir. Commençons d'abord par remarquer que si des séries d'expériences donnent finalement des résultats incertains ou contradictoires, cela ne peut tenir qu'à deux choses: ou bien les expériences ont été faites sans aucune *précision*, sans une détermination suffisante des conditions physiques dans lesquelles on opérait par exemple; ou bien les résultats des expériences dépendent dans une large mesure des *méthodes employées*, de la manière même dont on a institué ces expériences.

Ce n'est certainement pas le manque de précision qui peut expliquer la plupart des incertitudes ou des contradictions dont nous parlons. Certes, on a pu reprocher

à maints auteurs de ne pas déterminer avec précision l'énergie des radiations qu'ils employaient, de ne pas profiter de tous les moyens perfectionnés de mesure ou d'investigation que la physico-chimie met aujourd'hui à notre disposition. Mais, dans l'ensemble, on peut dire que *la précision minima exigible* a été souvent atteinte. Nous n'en voulons qu'une preuve: v. Frisch, Ewald, Koehler, ont obtenu, à travers une période de dix ans, des résultats concordants. Chacun d'eux a profité des expériences antérieures pour donner à ses propres expériences le plus de rigueur possible. S'ils ont obtenu à peu près les mêmes résultats, c'est qu'on ne pouvait guère en obtenir d'autres *par les méthodes qu'ils employaient*

Reste donc cette dernière cause, les méthodes. Il faut que ce soit la bonne.

Mais si la manière d'instituer les expériences influe tant sur les résultats, c'est évidemment parce que, dans les faits qu'étudie l'investigateur, entrent des *facteurs qui lui sont inconnus;* que, sans s'en apercevoir, deux expérimentateurs, étudiant les mêmes réactions, ne mesurent pas les *mêmes variables;* ou encore qu'ils imaginent *a priori*, entre des phénomènes différents mais apparemment liés ensemble, *des rapports autres que ceux qui existent en réalité.*

Et c'est bien ce qui est arrivé. C'est ainsi, par exemple, que trois opinions différentes, comme nous l'avons dit, ont été émises au sujet de l'influence de la longueur d'onde sur les déplacements tropistiques des Daphnies. D'une part, les auteurs ont agi comme s'ils supposaient que les déplacements d'ensemble des populations de Daphnies forment un phénomène simple; ils ne se sont pas douté que c'était là un phénomène complexe, résultant de l'action de plusieurs facteurs encore inconnus. D'autre part, ils se sont imaginé qu'il était indifférent d'évaluer l'influence en question par les variations de l'un quelconque des trois phénomènes suivants: déplacements d'ensemble, équilibres statistiques des populations, rapidité des mouvements des individus: phénomènes dont cependant ils ne connaissaient point les relations exactes.

De là viennent toutes les erreurs d'interprétation qu'ils ont commises au sujet de leurs mesures expérimentales, comme nous le montrerons au cours de l'exposé de nos propres recherches.

Bref, le plus souvent, les auteurs ont procédé à de nombreuses mesures sans bien savoir ce qu'ils mesuraient. Entrant dans le détail des influences des divers agents physiques ou chimiques sur le « phototropisme » des Daphnies, ils n'avaient oublié qu'une chose :

faire l'analyse expérimentale de ce comportement complexe pour discriminer les principaux facteurs dont il est la résultante.

C'est la première tâche que nous nous donnons.

La seconde sera de résoudre à l'aide de cette analyse, et dans la mesure du possible, les contradictions qui existent entre les affirmations des auteurs précités.

La troisième sera de déterminer les conditions du sens de la réaction, ou « signe du phototropisme ».

La quatrième sera d'essayer de dégager de l'étude des faits des matériaux pour l'élaboration d'une vue d'ensemble sur la nature de ce « phénomène si remarquable de venir à la lumière » que présentent, d'une manière particulièrement caractéristique, les Daphnies.

DEUXIÈME PARTIE

MÉTHODES
ET PROCÉDÉS TECHNIQUES

CHAPITRE PREMIER

LA MESURE DE L'IMPULSION MOTRICE GLOBALE DES POPULATIONS DE DAPHNIES

Avant d'entreprendre toute recherche sur le phototropisme, nous avons voulu définir une méthode de mesure de la grandeur de cette réaction motrice, méthode qui soit à la fois précise, pratique et générale.

Nous y sommes parvenu en considérant *les déplacements de populations de Daphnies prises dans leur ensemble.*

Nous avons supposé que les individus formant ces populations se comportent, lorsqu'ils sont frappés par des rayons lumineux, comme s'ils étaient animés par des *impulsions motrices,* analogues à des forces élémentaires, différentes en grandeur et en direction ; et, que pour les populations elles-mêmes, tout se passe comme si elles étaient soumises à des forces d'attraction ou de répulsion, ou *impulsions motrices globales,* sortes de résultantes des impulsions motrices individuelles.

Ce n'était là, bien entendu, qu'une hypothèse de travail et l'expérience devait nous apprendre si quelque réalité correspond à ces mots.

Mais comment mesurer ces « forces » d'attraction ou de répulsion? On sait qu'en mécanique une force se mesure par *l'accélération de vitesse* qu'elle est capable d'imprimer au *centre de gravité* d'un *système de points matériels* auquel elle est appliquée, l'ensemble de ces points formant la *masse* du système.

De même, on peut, au moyen de certaines analogies, concevoir la mesure de « forces » qui, pour ne pas être

nécessairement de nature physique, n'en produisent pas moins des déplacements de « masses » dans l'espace (sans quoi on ne pourrait d'ailleurs pas parler scientifiquement de forces) (1).

Tel est le cas des impulsions ou sollicitations qui sont l'objet de notre étude. Supposons un groupe d'animaux (nos Daphnies par exemple) soustraits momentanément à toute influence extérieure capable de les diriger dans un certain sens: en vertu de leur motilité native, ils se déplaceront en tous sens dans leur milieu. Conventionnellement, nous pouvons:

1° Assimiler cette population à un *système de points matériels* ayant une *masse numérique* égale au nombre de ses individus;

2° Concevoir cette masse comme concentrée en un point que nous nommerons le *centre de gravité numérique (ou statistique) de la population.*

Il est évident que ce centre de gravité doit rester à peu près au même endroit tant que les animaux nagent indifféremment dans tous les sens.

Supposons maintenant qu'une influence extérieure agisse sur un ou plusieurs individus et les sollicite à nager de préférence dans une direction donnée. Aussitôt le centre de gravité numérique de la population va se déplacer dans cette direction avec d'autant plus de rapidité que le nombre des individus intéressés est plus grand et que leurs déplacements sont plus rapides. Or, une impulsion créée par un agent physique dans une population peut être dite d'autant plus forte que le nombre des individus qui la subissent est plus grand et que leur activité devient de ce

(1) La notion scientifique de forces ne peut être appliquée à l'étude de phénomènes naturels que si l'on ne peut concevoir que ces forces, quelle que soit leur nature, produisent des déplacements de masses dans l'espace.

Ces masses peuvent être des *masses mécaniques* ou systèmes de points matériels ayant entre eux des *liaisons physiques* qui donnent au système entier une plus ou moins grande rigidité; ou des *masses statistiques* d'unités indivisibles et physiquement indépendantes les unes des autres, mais soumises *à une même influence.*

Dans les deux cas, la *force totale* qui agit sur l'ensemble du système est est conçue comme la résultante de l'ensemble des forces élémentaires qui ont en chacun des points du système leur point d'application, et son point d'application est, à chaque instant, au *centre de gravité* du système, que celui-ci soit indéformable ou non.

fait plus grande. Par conséquent, le déplacement du centre de gravité de la masse numérique d'une population, à partir d'une origine, en un temps donné, peut nous fournir une mesure de l'impulsion qui l'anime, quels que soient d'ailleurs les trajets réels accomplis par les individus et quel qu'en soit le sens, positif ou négatif.

Ainsi, grâce à l'assimilation de notions statistiques à des notions mécaniques, nous mesurerons l'intensité d'impulsions motrices à l'instar de forces physiques.

Cette assimilation sera légitime à toutes les fois que nous pourrons considérer des groupes ou ensembles d'individus soumis à une même influence. C'est le cas pour toutes les réactions tropistiques, lesquelles dépendent directement de l'action d'agents physiques externes.

Notre méthode est donc générale, c'est-à-dire applicable en principe à toute l'étendue du domaine des tropismes. Les seules conditions restrictives sont d'ordre technique: il faut évidemment que la vitesse de locomotion des animaux, les dimensions de leur corps, etc..., n'opposent pas d'obstacles infranchissables à l'observation de leurs déplacements en masses.

*
* *

Cette méthode n'est en somme que le développement d'une méthode quasi-spontanée à laquelle on est naturellement porté dans des cas privilégiés: quand les individus d'une population se déplacent avec ensemble et paraissent repoussés ou attirés à peu près dans les mêmes conditions (Protistes). On apprécie alors le degré du tropisme de la population d'après la vitesse avec laquelle sa masse globale accomplit un certain parcours.

Un exemple particulièrement remarquable de l'emploi de cette méthode est le travail très précis de P. Desroche sur le phototropisme des Chlamydomonas (Flagellés verts) (1): l'auteur y montre que les variations des vitesses des groupes de zoospores en fonction de l'intensité lumineuse suivent la loi de Weber (alors que les vitesses des individus sur leurs trajectoires restent constantes) (2).

(1) P. Desroche, *Réactions des Chlamydomonas*, etc..., Paris, 1912.
(2) Voir plus bas, p. 165.

Mais, cela va sans dire, dès que les animaux présentent des différences individuelles accentuées, il est impossible d'apprécier à l'œil, d'une manière suffisamment précise — et même souvent avec quelque justesse — les déplacements de l'ensemble. C'est, par exemple, le cas des Daphnies. Il devient alors nécessaire de recourir à la méthode statistique et à des procédés de repérage individuel.

*
* *

Ces principes étant posés, il est facile de passer à leur application. Nous nous servirons de deux appareils pour

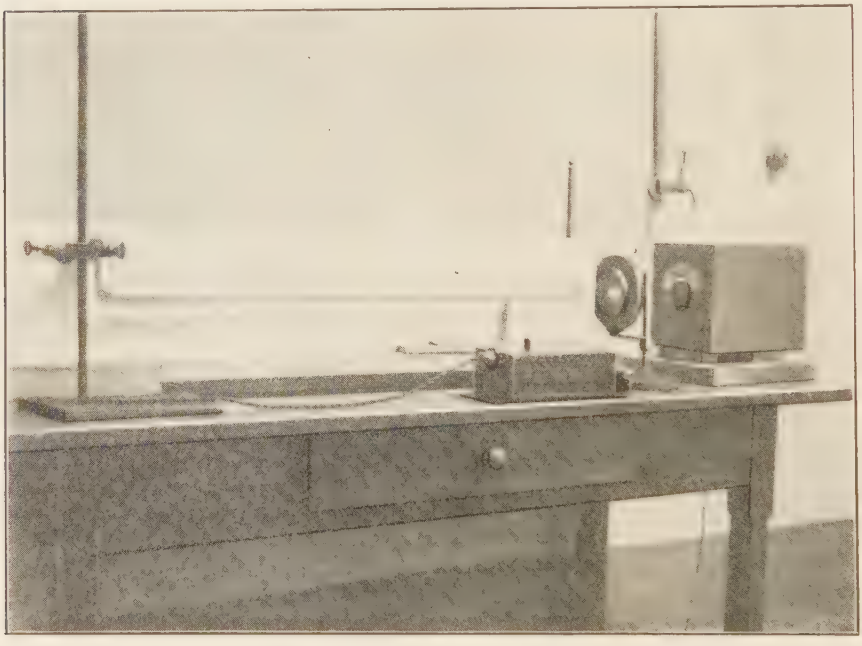


Fig. 4. — Premier appareil pour l'étude du phototropisme des populations de Daphnies (radiations venant d'une seule direction).

étudier les déplacements des centres de gravité des populations de Daphnies.

Le premier est un tube de verre gradué de 80 cm. de long et de 2 cm. de diamètre (fig. 4), fermé à une de ses extrémités par un disque de verre collé au baume du

Canada et recourbé à l'autre bout vers le haut. Il sert de cuve horizontale où nous pourrons observer les animaux. Si nous faisons pénétrer dans ce tube, parallèlement à l'axe, des rayons lumineux réunis en faisceau cylindrique par une lentille collimatrice, nous constituerons un champ lumineux sensiblement uniforme. Nous introduirons les animaux par l'extrémité recourbée du tube, et l'origine des déplacements du centre de gravité sera un point voisin du coude.

Le repérage des animaux se fait photographiquement, par prises de vues instantanées : nous photographions notre tube de verre placé immédiatement devant un diffuseur plan, en verre opale, éclairé par une rampe de lampes de 100 bougies, munie d'un réflecteur. De cette manière, on évite toute ombre gênante dans le tube et les Daphnies sont décelées sur le cliché par leurs ombres. Avec un peu d'habitude, on arrive à allumer la rampe, déclencher l'obturateur, éteindre la rampe en une demi-seconde. Cette illumination très vive, mais très brève, modifie à peine la marche des phénomènes.

La détermination du centre de gravité des populations sur les clichés se fait, comme le calcul du centre de gravité d'une poutre chargée de poids égaux, au moyen de la formule classique :

$$\frac{\Sigma \text{ moments}}{\Sigma \text{ masses élémentaires}}$$

où chaque masse élémentaire représente un individu et est égale à l'unité et où, par conséquent, chaque moment est égal à la distance de l'individu considéré à l'origine.

Pour fixer les idées, supposons qu'au bout de 10 minutes d'exposition la population de Daphnies soit répandue dans le tube de la manière suivante :

16 individus au 5^{e} centimètre ;
3 individus au 12^{e} centimètre ;
1 individu au 35^{e} centimètre ;
2 individus au 65^{e} centimètre ;
15 individus au 79^{e} centimètre ;

On a :

$$\Sigma \text{ moments} = (16\times5) + (3\times12) + (1\times35) + (2\times65) + (15\times79)$$
$$= 1466$$

$$\Sigma \text{ masses} = 16 + 3 + 1 + 2 + 15 = 37.$$

Donc le centre de gravité G de cette population est à $\frac{1466}{37} = 39$ cm. 6 de l'origine.

Notre deuxième appareil est formé également d'un tube de verre gradué servant de cuve horizontale (fig. 5). Mais

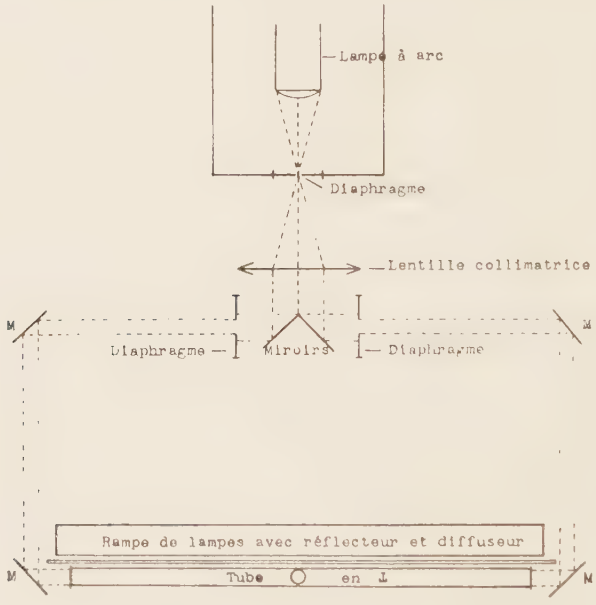


Fig. 5. — Deuxième appareil pour l'étude du phototropisme des populations de Daphnies. — (Plan). Radiations venant de deux directions opposées.

il a un mètre de long et à la forme d'un ⊥. Les animaux sont introduits par l'ouverture pratiquée en son milieu. Les deux extrémités du tube sont fermées par des disques de verre collés au baume et deux faisceaux cylindriques de rayons lumineux pénètrent dans le tube, de chaque côté,

parallèlement à son axe. Les Daphnies sont ainsi soumises à l'action de deux groupes de radiations directement opposées, que l'on peut faire varier autant qu'on le désire en intensité et en longueur d'onde.

Les prises de vues et le repérage des individus se font comme avec le premier appareil. La détermination du centre de gravité a lieu comme dans le premier cas, avec cette différence que l'on doit tenir compte ici de moments positifs et de moments négatifs.

Exemple: Supposons qu'au bout de 10 minutes d'exposition une population de Daphnies présente dans ce tube la répartition suivante:

côté +	côté —
5 individus au 1er cent.	4 individus au 1er cent.
2 individus au 10e cent.	5 individus au 8e cent.
3 individus au 15e cent.	1 individu au 9e cent.
1 individu au 32e cent.	2 individus au 25e cent.
18 individus au 50e cent.	7 individus au 45e cent.

On a:

$$G = \frac{\sum \text{moments}}{\sum \text{masses}} = \frac{(5\times1) + (2\times10) + (3\times15) + (1\times32) + (18\times50) - (4\times1) - (5\times8) - 1\times9) - (2\times25) - 7\times45)}{5 + 2 + 3 + 1 + 18 + 4 + 5 + 1 + 2 + 7}$$

$$G = + \frac{584}{48} = + 12 \text{ cm. } 1.$$

Dans le cas où les deux groupes de radiations sont rigoureusement identiques, les hypothèses formulées plus haut indiquent que le centre de gravité doit rester très voisin de zéro quel que soit le temps d'exposition et quels que soient les mouvements positifs et négatifs des individus composant la population (1).

(3) Si le centre de gravité, dans ce cas, reste au zéro, cela ne veut pas dire que les deux groupes de radiations ne développent aucune impulsion motrice dans le sein de la population, mais cela veut dire évidemment que les impulsions motrices qu'elles développent se font équilibre.

L'expérience confirme pleinement cette déduction et montre par conséquent que les hypothèses qui servent de base à notre méthode de mesure peuvent être considérées comme étant suffisamment d'accord avec les faits.

Les chiffres suivants donneront une idée de la précision que nous pouvons *facilement* atteindre par cette méthode. Ils ont été obtenus en employant des lumières monochromatiques de même longueur d'onde et de même intensité dans chaque cas (durée d'exposition: 5 minutes):

1° Radiations voisines de 640 mμ (rouge)

Nombres de mesures	5
Nombre moyen d'individus par mesure	116
Valeur moyenne de G	+ 0,54 cm
Ecart moyen	1,36 cm.

2° Radiations voisines de 450 mμ (violet)

Nombre de mesures	4
Nombre moyen d'individus par mesure	170
Valeur moyenne de G	— 0,24 cm.
Ecart moyen	0,3 cm.

Vu la longueur du tube, de tels écarts sont évidemment négligeables.

Bref, notre méthode de mesure est suffisamment précise et pratique en même temps que générale.

*
* *

Mais il ne suffit pas de pouvoir mesurer l'intensité de l'impulsion motrice d'une population; il faut encore obtenir des résultats comparables; sans quoi l'étude de l'influence d'un facteur extérieur sur cette impulsion est impossible.

Or, dans le cas du phototropisme animal, de nombreux facteurs, que nous appellerons les *conditions expérimentales* (nous verrons au chapitre suivant pourquoi), intervien-

nent *à la fois* dans le déterminisme d'une réaction et il n'est pas très aisé de les isoler, c'est-à-dire d'étudier séparément leur action propre.

M. Rose, dans son ouvrage d'ensemble, distingue (4):

1° l'intensité lumineuse;

2° le temps d'exposition;

3° la température;

4° la concentration des corps dissous;

5° la nature des substances chimiques du milieu;

6° les conditions internes (âge, sensibilité individuelle, etc...).

Nous ajouterons encore un facteur, d'une grande importance, que nous désignerons par le terme général *d'influence du passé*. Nous avons, en effet, constaté, dès le début de nos recherches, que les réactions tropistiques sont profondément influencées, non seulement par la rémanence des excitations immédiatement antérieures, mais encore par la rémanence d'excitations remontant aux expériences poursuivies auparavant (5).

Les techniques ordinaires de laboratoire nous permettent de régler à notre convenance l'intensité de la lumière, la température (6), etc... Mais quand il s'agit des « conditions internes » et de l' « influence du passé » la question devient beaucoup plus délicate et, pour tout dire, nous nous trouvons en présence d'exigences qui se contrarient. En effet, supposons qu'il faille étudier le facteur intensité lumineuse: il nous faudra opérer sur la même population

(4) Rose, *La question des Tropismes*, p. 140.

(5) Viaud G., *Sur le Phototropisme des Daphnies*, etc..., *C. R. Ac. des Sci.*, Paris, 1932. Dans ce travail nous montrons en outre que la courbe de la conservation (ou de l'évanouissement) de l'influence du passé, en fonction du temps, dans les réactions phototropiques des Daphnies, est du même type (hyperbolique) que les courbes de la conservation du souvenir établies déjà chez l'Homme par Ebbinghaus, Ch. Henry, H. Piéron, M. Foucault, etc... et chez la Limnée et la Littorine par H. Piéron.

(6) La constance de la température n'est cependant pas facile à obtenir dans un laboratoire sans installation spéciale. Mais nous avons eu la chance d'avoir à notre disposition, pendant presque tout le temps de nos recherches, une salle dans le sous-sol de l'Institut de Zoologie et de Biologie générale de Strasbourg. La température de cette salle variait peu d'un bout de l'année à l'autre (elle était chauffée l'hiver par une simple conduite de chauffage central). De plus l'eau nécessaire à nos expériences était toujours tirée assez longtemps

avec des intensités lumineuses différentes, car il serait impossible de comparer des mesures faites sur des populations ne présentant pas les mêmes « conditions internes moyennes ». Mais alors le « facteur influence du passé » jouera et interdira également les comparaisons.

On peut se tirer de cette difficulté de deux façons :

1° Répéter un grand nombre de fois les mêmes expériences sur de nombreuses populations élevées autant que possible dans les mêmes conditions ; de cette manière la loi des grands nombres neutralisera sensiblement les différences des « conditions internes » ;

2° Ou bien neutraliser dans la mesure du possible « l'influence du passé » (en ce qui concerne les excitations lumineuses) en plaçant avant chaque expérience les animaux dans l'obscurité complète pendant un temps à peu près égal au temps d'exposition. Dans ces conditions, il est possible de faire trois mesures successives qui soient comparables (la fatigue sensorielle ou motrice ne faussant nettement les résultats qu'à partir de la quatrième). En répétant les mesures dans des ordres différents, on finit par construire des courbes.

Nous avons employé concurremment maintes fois les deux procédés ; les résultats ont été identiques.

à l'avance et conservée dans un grand récipient. Voici les températures moyennes de l'eau que nous avons observées en 1933-34 :

	Moyennes sans chauff.	Moyennes chauff.	Ecarts moyens
Septembre	17,7		0,2
Octobre	17,3		0,3
—		18,7	0,2
Novembre		18,9	0,4
Décembre		17,4	0,4
Janvier		18,2	0,3
Février		18,8	0,6
Mars		—	—
Avril	16,7		0,4
Mai	17,2		0,3
Juin	17,7		0,4
Juillet	18,7		0,4

Enfin, nous avons utilisé des populations comprenant des nombres voisins d'individus : car la densité de la population (nombre d'individus par unité de volume du milieu) joue également un rôle (6).

(7) G. Viaud, *Sur le Phototropisme des Daphnies*, etc..., *C. R. Ac. des Sci.*, Paris, 1933.

CHAPITRE II

LA DÉTERMINATION DES FACTEURS INTERNES DE L'IMPULSION MOTRICE ET L'ÉTUDE DES MOUVEMENTS DES INDIVIDUS

Nous avons fait jusqu'ici comme si l'impulsion motrice développée en chaque individu par l'action de la lumière était un phénomène *simple,* variant en degrés d'intensité suivant les conditions expérimentales, que celles-ci soient externes comme la température ou internes comme l'âge de l'individu ou la rémanence des excitations antérieures.

Ce faisant, nous avons pu vraiment considérer les populations de Daphnies comme des systèmes de points matériels soumis à l'action d'une force unique, résultante des forces élémentaires appliquées à chaque individu.

Mais cette conception est manifestement trop simple, car une Daphnie n'est pas un corpuscule matériel, c'est un animal relativement évolué, un Métazoaire doté d'organes déjà fort complexes.

Il est donc bien probable que l'action de la lumière sur ces organes constitue elle-même un phénomène très complexe et que son effet final, ou impulsion motrice, est la résultante de l'activité d'une *pluralité de facteurs internes* dont la mise en jeu est déclenchée et réglée par l'agent excitateur et les autres agents de toute espèce qui forment, dans leur ensemble, ce que nous appelons les « conditions expérimentales ».

Cette interposition possible d'une pluralité de facteurs internes entre l'excitant et la réaction nous oblige à adjoindre à notre méthode de mesure de l'impulsion motrice globale des populations *une méthode d'observation et de*

mesure des réactions individuelles. L'étude des variations des durées de ces réactions, celle des vitesses des déplacements des individus, etc..., sont, en effet, les seuls moyens que nous ayons à notre disposition pour analyser le rôle de facteurs dont les effets sont le plus souvent indicernables dans les réactions moyennes des populations.

Nous emploierons donc alternativement les deux méthodes, l'une pour mesurer avec une grande précision les réactions d'ensemble, l'autre pour analyser le déterminisme individuel de ces réactions. Les résultats obtenus de part et d'autre devront se « recouper », c'est-à-dire s'accorder

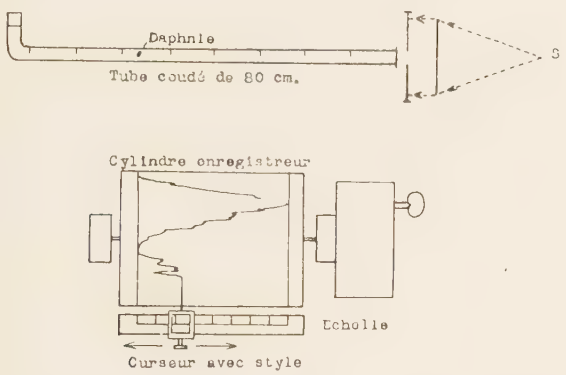


FIG. 6. — Appareil pour l'étude des déplacements de Daphnies isolées.

et se compléter mutuellement — ce qui constitue d'ailleurs un excellent moyen de contrôle — puisque le comportement des populations n'est, d'après ce que nous avons dit, que la résultante des comportements des individus.

Si, d'ailleurs, il existait un facteur « grégaire » dans le comportement des Daphnies, ce serait aussi le seul moyen de le déceler.

L'étude des réactions individuelles des Daphnies peut se faire commodément à l'aide d'un cylindre enregistreur. Ce procédé a été déjà employé par EWALD et par CLARKE (1).

(1) EWALD, *Ueber Orientierung, Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910; CLARKE, *Quantitative aspects*, etc..., *Journ. Exp. Biol.*, 1930.

Nous mettrons en expérience dans un de nos tubes gradués enfermant de l'eau traversée par un champ lumineux uniforme, un individu. Nous installerons devant le tube notre cylindre enregistreur, Et nous suivrons de l'œil les déplacements de l'animal dans la lumière en les reportant à chaque instant sur la feuille de papier enveloppant le cylindre, à l'aide d'un style mû à la main le long d'une échelle fixée parallèlement à l'une des génératrices du cylindre et portant des divisions proportionnelles aux divisions du tube (fig. 6).

La vitesse de rotation du cylindre sera par exemple d'un tour-heure. Chez les Daphnies, il est indispensable de pouvoir suivre les déplacements des individus pendant un temps aussi long, comme nous le verrons.

En développant à la fin de l'expérience la feuille de papier qui entoure le cylindre, nous obtiendrons un graphique qui nous fournira tous les renseignements désirables: trajets accomplis, durée des trajets, sens des déplacements, vitesse de l'animal à chaque instant, etc... Nous donnerons plus loin (p. 76) des exemples de tels graphiques (2).

(2) Nous ne faisons ici que la description des appareils que nous avons le plus généralement employés. Pour la description des autres nous la donnerons en son lieu, c'est-à-dire en exposant les recherches en vue desquelles ces appareils ont été construits.

TROISIÈME PARTIE

L'IMPULSION MOTRICE ET SES TROIS FACTEURS INTERNES

CHAPITRE PREMIER

LOIS DES DÉPLACEMENTS TROPISTIQUES DES DAPHNIES EN LUMIÈRE BLANCHE

§ I. — Description de la marche générale des réactions phototropiques des Daphnies

M. Rose (1) décrit l'expérience fondamentale suivante: quand on soumet une population de laryes de Crustacés (nauplii de *Balanus perforatus*) à l'action des rayons d'une source lumineuse d'intensité constante, on observe:

1° Que les nauplii se divisent en deux groupes, l'un positif, l'autre négatif; entre ces deux groupes, voyagent continuellement des individus qui se détachent de l'un ou de l'autre groupe;

2° Si l'on fait tourner la source autour du vase où ils se trouvent, les deux groupes tournent aussitôt avec la même vitesse, comme s'ils étaient liés d'une façon rigide aux rayons lumineux;

3° Il s'établit au bout d'un certain temps une sorte d'équilibre statistique entre les groupes;

4° Cette répartition change avec les différents facteurs externes que nous avons énumérés plus haut (température, corps dissous, etc.).

Chez les Daphnies, les phénomènes sont beaucoup moins nets. Si l'on cherchait à les observer dans un vase, un cristallisoir par exemple, on serait vite déçu. On y verrait les Daphnies nageant en tous sens, celles-ci montant, celles-là descendant, les unes allant vers la lumière, les autres en sens inverse, sans régularité apparente, comme livrées au

(1) Rose, *La question des Tropismes*, p. 133 et suiv.

caprice du hasard. Au contraire, dans le champ lumineux uniforme de notre tube de verre, et grâce à l'emploi de la photographie, les phénomènes vont revêtir des aspects tout différents : ils vont retrouver leur régularité.

Des clichés pris à des intervalles de temps relativement courts (toutes les minutes au début de l'expérience) nous

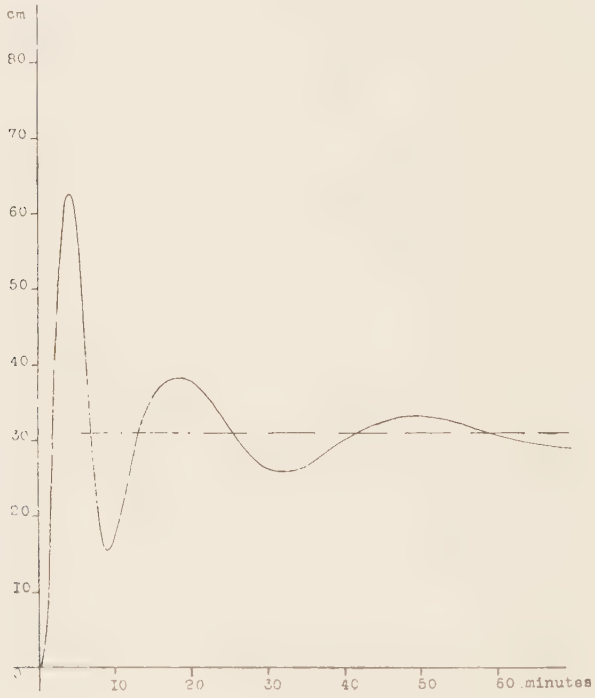


Fig. 7. — Déplacements et stabilisation du centre de gravité d'une population de Daphnies dans un champ uniforme de lumière blanche.

permettent de suivre les déplacements du centre de gravité de la population depuis l'instant où nous l'introduisons dans le tube. La courbe qu'il décrit (fig. 7) ressemble beaucoup à celles des fonctions dites de Bessel ; c'est une suite d'oscillations périodiques amorties suivant une décroissance régulière. En une trentaine de minutes, les oscillations sont suffisamment amorties pour que l'on puisse

considérer la population comme tendant vers un état d'équilibre autour d'une position moyenne (2).

Cette position d'équilibre est, comme chez les nauplii de Balanes, *une caractéristique du comportement de la population à la lumière dans des conditions données.*

Elle reste sensiblement constante si l'expérience ne dure pas trop longtemps (une heure ou deux) et, dans le cas où l'on répète la même expérience sur la même population, si les répétitions ont lieu à des intervalles de temps suffisamment longs à l'obscurité. Elle varie suivant les intensités lumineuses que l'on emploie: le centre de gravité d'une population de Daphnies exposée, en plusieurs expériences, à des lumières blanches d'intensité différente, se stabilise en des points différents du tube, d'autant plus près de l'origine que la lumière est plus intense, d'autant plus loin qu'elle est plus faible.

*
* *

La périodicité des déplacements du centre de gravité des populations indique qu'il doit y avoir dans les mouvements des individus une périodicité peut-être aussi régulière.

Il nous faut donc maintenant étudier les mouvements des individus à l'aide du cylindre enregistreur pour les comparer aux mouvements d'ensemble de la population.

Voici les résultats que nous obtenons:

1° *Toute* Daphnie accomplit des mouvements périodiques comprenant des phases positives et négatives de plus ou moins grande durée;

2° La périodicité de ces phases peut atteindre une très grande régularité. Les rapports des durées des phases consécutives peuvent soit être constants (dans ce cas la durée d'une phase négative quelconque dépend de la durée de la phase positive précédente), soit croître ou décroître d'une manière plus ou moins régulière (fig. 8).

3° En tout cas, ces phases se reproduisent à peu près identiques à elles-mêmes chez la même Daphnie, dans des expériences consécutives, si nous avons pris soin de nous

(2) Les courbes de Bessel, bien connues des physiciens, sont une des formes générales des phénomènes périodiques tendant vers un état d'équilibre.

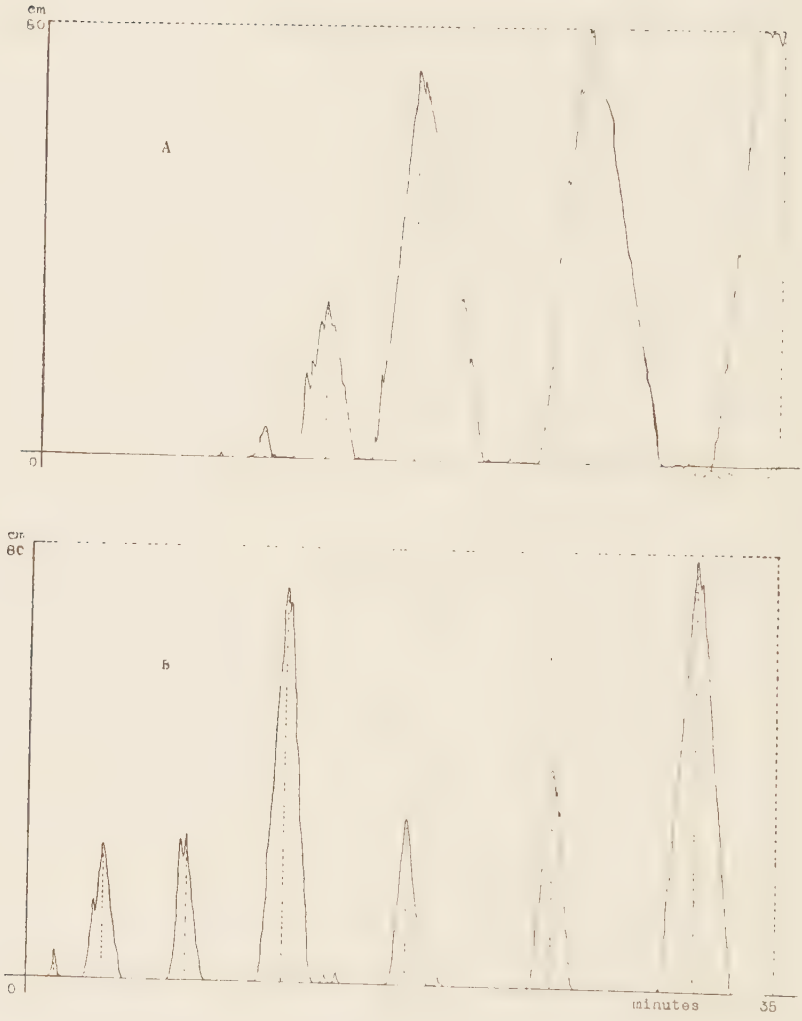


FIG. 8. — Mouvements périodiques des Daphnies en lumière blanche.

A, rapport constant entre les durées des phases; B, croissance périodique de la durée relative des phases positives.

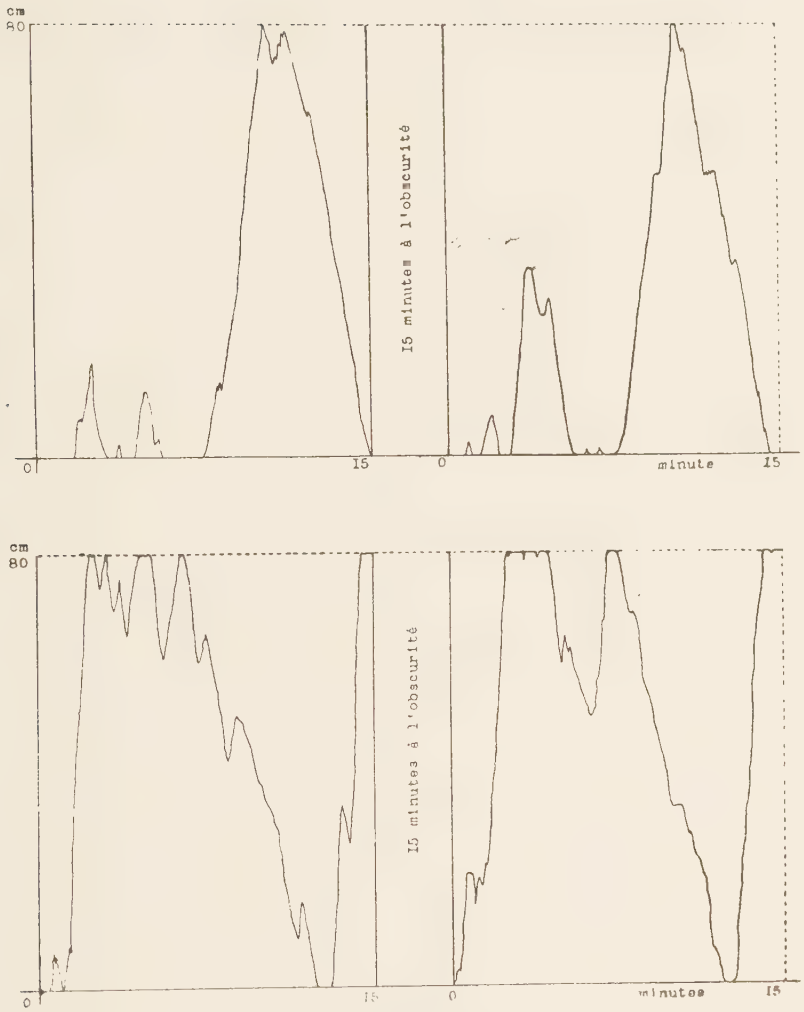


FIG. 9. — Caractères individuels des mouvements périodiques des Daphnies. Deux graphiques obtenus dans des expériences identiques.

replacer à chaque fois dans les mêmes conditions physiques et physiologiques. Les graphiques obtenus peuvent être presque superposables (fig. 9).

Chaque Daphnie possède donc *sa réaction phototropique caractéristique*. Rose emploie une expression analogue: « constante personnelle », en parlant des nauplii de Balanes;

4° En combinant graphiquement entre eux un nombre suffisant de mouvements périodiques individuels ayant des caractéristiques différentes et en déterminant à des intervalles réguliers le centre de gravité des positions des individus, on retrouve la courbe obtenue par le dépouillement des photographies prises sur des populations réelles. L'allure périodique de cette courbe est donc bien due aux mouvements périodiques des individus, dont les phases sont décalées les unes par rapport aux autres, et qui finissent par amener un état d'équilibre en se neutralisant.

Il semble que de tels mouvements périodiques soient fort répandus dans les réactions phototropiques des animaux. Ewald, qui les étudia avant nous chez les Daphnies, en donne un certain nombre d'exemples: on les rencontre vraisemblablement chez tous les Entomostracés planktoniques, chez les Ciliés (?), les Mysis (Bauer), chez des Méduses observées par l'auteur, chez les femelles de Volvox (Oltmanns), enfin chez de nombreux Insectes (3).

En particulier, nous signalerons les Insectes nocturnes qui, après avoir voleté un moment autour d'une lampe, vont se réfugier dans les coins sombres du plafond, puis reviennent périodiquement vers la lumière. Ces phénomènes, très facilement observables chez les Daphnies, ont donc une grande généralité.

Ainsi, bien que, au premier abord, l'étude du phototropisme d'animaux présentant des variations individuelles si considérables ait quelque chose de décevant, des recherches, poursuivies à l'aide d'hypothèses et de moyens appropriés, nous montrent que les Daphnies soumises à l'influence de la lumière sont déterminées dans leurs mouve-

(3) Ewald, *Ueber Orientierung, Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910.

ments par des lois très précises et, comme l'affirmait J. Loeb, aussi rigides que celles qui gouvernent le mouvement des astres (4. Ce sont les principales de ces lois que nous allons essayer maintenant de déterminer.

§ 2. — Lois des mouvements individuels

Un premier groupe de recherches concerne l'influence des variations d'intensité de la lumière blanche sur les mouvements périodiques individuels des Daphnies. Nous y distinguerons deux parties: 1° l'effet de l'intensité sur la vitesse des mouvements; 2° l'effet de l'intensité sur la durée des phases.

*
* *

Influence de l'intensité lumineuse sur la vitesse des mouvements.

1° Toute augmentation de l'intensité provoque une augmentation de la vitesse des mouvements *positifs* de l'animal. La vitesse des mouvements positifs étant faite égale à l'unité pour l'intensité la plus faible (cette intensité correspondait dans nos expériences à un éclairement de 50 bougies-mètres) et les autres vitesses aux autres intensités étant rapportées à cette unité, les valeurs ainsi obtenues s'inscrivent sur une courbe d'allure logarithmique (5). *L'augmentation des vitesses positives en fonction*

(4) Loeb, *Der Heliotropismus*, etc..., p. 20, et : *La conception mécanique de la vie*, p. 51.

(5) Sur un graphique à coordonnées semi-logarithmiques, la fonction logarithmique est représentée par une droite. L'emploi de telles coordonnées pour représenter des fonctions voisines de la fonction logarithmique permet de montrer aisément les différences que présentent les premières fonctions avec la dernière. Les résultats de nos expériences, portés sur un graphique à coordonnées semi-logarithmiques, donnent la courbe fig. 10 A, qui est très vraisemblablement une courbe en S dont la partie moyenne coïncide à peu près avec la droite qui, sur ce même graphique, représenterait une fonction logarithmique véritable. C'est pourquoi nous disons que notre courbe a une allure logarithmique.

On sait d'ailleurs que la vraie loi « psycho-physique » n'a pas pour expression une courbe logarithmique, mais une courbe analogue à celle que nous donnons fig. 10 A.

Influence de l'intensité de la lumière blanche sur la vitesse des mouvements

1° *Sur la vitesse des mouvements positifs*

	Eclairements					
	1	4	9	16	25	36	40
Vitesses	1	0,89	0,90	0,90	1,00	1,19	1,00
	1	0,95	1,01	0,96	1,22	1,22	1,13
	1	0,96	1,02	1,13	1,28	1,35	1,28
	1	1,02	1,03	1,16	1,28	1,36	1,42
	1	1,06	1,13	1,43	1,30	1,36	1,59
	1	1,08	1,29	1,43	1,48	1,48	2,05
	1	1,18	1,36	1,56	1,76	1,70	
	1	1,19	1,46				
	1	1,21					
Moyenne arithmétique..	1	1,06	1,15	1,22	1,33	1,38	1,40

2° *Sur la vitesse des mouvements négatifs* (mêmes éclairements)

Vitesses	1	0,03	0,86	0,59	0,78	0,75	1,13
	1	0,87	0,86	0,91	0,85	0,82	1,45
	1	0,96	1,03	0,99	0,91	1,13	1,50
	1	1,05	1,08	1,03	0,97	1,27	1,58
	1	1,08	1,09	1,10	1,04	1,83	1,61
	1	1,20	1,22	2,03	1,18	1,96	2,05
	1	1,43	1,48		1,23		
	1	3,02					
Moyenne arithmétique..	1	1,20	1,08	1,10	0,95	1,29	1,55
Médiane..	1	1,06	1,08	1,01	0,97	1,20	1,54

des intensités suit donc approximativement la loi de WEBER (fig. 10 A).

Cette influence de l'intensité de la lumière sur la vitesse est due à une augmentation de la rapidité des mouvements de nage. L'observation la plus superficielle suffit pour s'en rendre compte. Le degré de précision de l'orientation (plus ou moins grande sinuosité des trajets) ne joue, dans nos

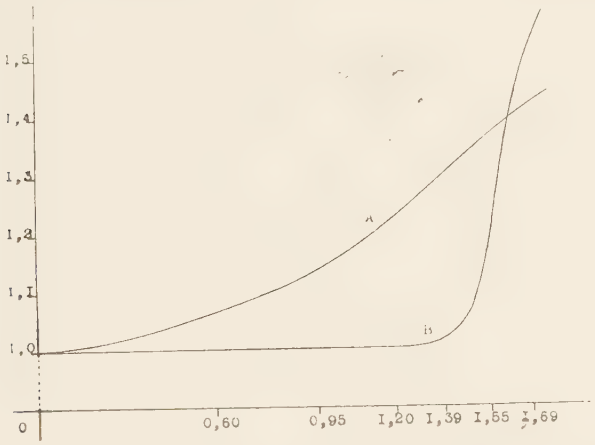


FIG. 10. — Variations des vitesses des mouvements des individus en fonction de l'intesité lumineuse.

A : Vitesse des mouvements positifs. — B : Vitesse des mouvements négatifs. Coordonnées semi-logarithmiques. En abscisses : log. des intensités lumineuses : 1. 4. 9. 16. 25. 36. 49. (1 correspond à 50 bougies-mètres, 4 à 200 bougies-mètres, ..., 49 à 2.450 bougies-mètres).

expériences, qu'un rôle secondaire et sans grande importance.

Nous dirons donc que la vitesse des mouvements positifs est fonction de l'action « kinétique » de la lumière, le terme « photokinèse » désignant communément l'augmentation de l'activité motrice causée par l'action de la lumière. Et nous appellerons *loi de l'action photokinétique* la relation qui existe entre la vitesse des déplacements positifs et l'intensité de l'excitation lumineuse (6).

(6) Les résultats de ces expériences peuvent être rapprochés de ceux qu'obtint en 1932 J.-H. WELSH, en étudiant l'influence de l'intensité de la lumière sur la vitesse de la locomotion d'un parasite des branches de l'Anodonte,

2° Les vitesses des mouvements *négatifs* ne subissent d'abord aucunement l'influence de l'augmentation de l'intensité: les valeurs observées présentent des écarts considérables, mais leur médiane (7) reste à peu près constante. Puis, à partir d'une certaine intensité, la vitesse croît brusquement. C'est une véritable *réaction de fuite* (fig. 10 B).

Nous croyons pouvoir expliquer ainsi cette variation brusque du comportement: à partir d'une certaine intensité, la lumière excite suffisamment les cellules rétiniennes à travers le corps et à travers la couche de pigment qui entoure l'œil du côté dorsal, pour que l'animal soit amené à tenter d'échapper à cette excitation par la fuite. Jusque-là, il se contentait vraisemblablement de tourner le dos à la lumière et sa marche devait être réglée par des excitations latérales de l'œil et du sens dermatoptique consécutives à des déplacements du plan axial de son corps par rapport à la direction des rayons lumineux. Un fait certain me paraît venir à l'appui de cette hypothèse: tant qu'il n'y a pas de réaction de fuite, les vitesses négatives sont presque toujours beaucoup plus faibles que les vitesses positives (voir graphiques p. 76).

Quoi qu'il en soit, un enseignement important est à tirer de ces faits: *les réactions positive et négative sont très différentes; elles ne semblent pas être de même nature.*

l'*Unionicola*. Chez cet animal, nettement phototropique positif, l'effet photokinétique suit une loi tout à fait analogue à celle que nous avons trouvée chez les Daphnies.

Selon J.-H. Welsh, il faut distinguer dans l'effet photokinétique, chez *Unionicola*, deux phénomènes élémentaires: l'augmentation de l'amplitude des mouvements de nage et l'augmentation de leur fréquence. L'amplitude serait fonction linéaire de log. I; la fréquence varierait avec l'intensité lumineuse, suivant une loi un peu plus compliquée, qui coïnciderait presque, dans sa partie moyenne, avec une fonction logarithmique. La loi de l'effet photokinétique total, représentée à l'aide de coordonnées semi-logarithmiques, donne une courbe semblable à celle de notre figure 10 A. (Voir: J.-H. Welsh, *Photokinesis*, etc..., *Journ. gen. Physiol.*, XVI, 1932.)

Nous ne connaissons pas d'autres travaux où l'on ait déterminé, chez des Métazoaires, avec précision, l'action photokinétique.

(7) Pour établir par approximation les valeurs d'un variable, on peut prendre les moyennes arithmétiques des mesures faites pour chaque valeur, ou les médianes. Quand les mesures sont grossières ou présentent des écarts considérables, il est préférable de prendre la médiane, ou valeur dont la somme des écarts avec les mesures est la plus petite possible.

Influence de l'intensité lumineuse sur la durée des phases

En gros, nous pouvons dire que la durée des phases positives diminue quand l'intensité augmente. Mais cette proportionnalité inverse ne se vérifie pas sur chaque individu pour toute variation d'intensité:

1° Pour des accroissements d'intensité suffisamment faibles, le rapport de la durée totale des phases positives à la durée totale du temps d'exposition ne subit, dans une

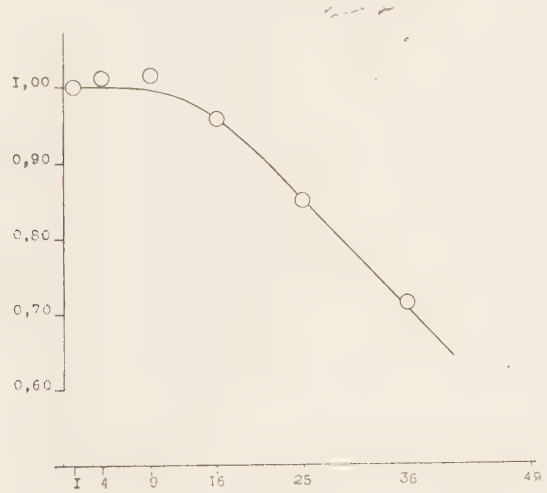


Fig. 11. — Influence de l'intensité lumineuse sur la durée des phases positives T.

catégorie d'individus, aucune variation sensible; tandis que, dans une autre catégorie, le même rapport varie en sens inverse de l'intensité;

2° A mesure que l'intensité augmente, le pourcentage des individus de la deuxième catégorie augmente; de sorte que les mesures statistiques montrent une variation continue des durées relatives des phases positives en sens inverse des intensités lumineuses (fig. 11).

Ainsi, l'augmentation de l'intensité lumineuse a une double influence sur le phototropisme des Daphnies: 1° elle augmente la vitesse des mouvements positifs; 2° elle finit

toujours par diminuer la durée des phases positives (ou augmenter la durée des phases négatives).

Ces observations vont nous permettre d'esquisser une explication des mouvements périodiques des Daphnies.

Déterminisme des mouvements périodiques des Daphnies

Les mouvements périodiques des Daphnies et des Crustacés des familles voisines ont attiré à plusieurs reprises l'attention des auteurs qui étudièrent le phototropisme de ces animaux. Ils en cherchèrent l'explication dans trois voies différentes.

1° *Explication par la « sensibilité différentielle »*

Ewald, en 1910 (8) observa les mouvements d'individus isolés dans un gros cylindre de verre vertical, éclairé par en haut au moyen de rayons divergents. Les graphiques qu'il publia sont à peu près semblables aux nôtres, sauf en ce qui concerne la vitesse des mouvements négatifs: ceux-ci sont plus rapides que dans notre tube horizontal, ce qui n'a rien d'étonnant puisqu'ils correspondent à une chute. Les observations d'Ewald, comparées aux nôtres, montrent en tout cas que le phototropisme des Daphnies présente les mêmes caractères, quelle que soit la direction des rayons lumineux par rapport à la pesanteur.

Ewald explique les mouvements périodiques de la manière suivante: l'animal, excité par la lumière, se déplace d'abord vers celle-ci; parvenu à la partie haute du cylindre, il rencontre des intensités lumineuses très fortes (la croissance de l'intensité le long de l'axe du tube suit théoriquement la loi de Newton) et ces intensités constituent pour lui un « seuil d'excitation négatif »; il devient alors négatif et tombe jusqu'à des intensités faibles constituant un « seuil d'excitation positif », et il remonte.

Cette explication est tout au moins incomplète: car les mêmes phénomènes se produisent dans notre tube hori-

(8) Ewald, *Ueber Orientierung, Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910.

zontal et le champ lumineux qui s'y trouve est sensiblement uniforme.

2° *Explication par des excitations de contact*

Miss Elisabeth Towle, en 1900 (9), étudiant un autre Crustacé, *Cypridopsis vidua;* pensa que les stimulations mécaniques peuvent jouer un grand rôle dans les changements de signe des mouvements. Cette explication, dont miss Towle d'ailleurs dit qu'elle ne peut être complète, ne convient en tout cas pas mieux que la précédente aux Daphnies. Nous avons relevé sur nos graphiques les points où avaient lieu les changements de signe: dans 86 p. 100 des cas, ces changements ne coïncident pas avec l'arrivée de l'individu à l'une ou l'autre paroi. Par conséquent, les excitations de contact jouent peut-être quelquefois un rôle, mais ce n'est sûrement pas le principal.

3° *Explication par des changements spontanés dans le mécanisme photique*

Cette explication est la seule qui nous paraisse convenir. Elle dépend d'une théorie générale de l'excitation photique qui tend à être communément acceptée aujourd'hui. C'est G.-L. Clarke qui, en 1932, eut l'idée d'adapter cette théorie à l'explication des mouvements périodiques spontanés des Daphnies et aux changements de signe consécutifs à des variations de l'intensité lumineuse (10).

Elle consiste à supposer que les organes photorécepteurs (11) des animaux sont le siège de réactions photochimiques du type:

$$S \underset{\text{obscurité}}{\overset{\text{lumière}}{\rightleftharpoons}} P \quad (1)$$

(9) E. Towle, *A Study in the heliotropism of Cypridopsis, Amer. Journ. Physiol.*, 1900.

(10) Clarke, *Quantitative aspects*, etc..., *Journ. Exp. Biol.*, 1932.

(11) Dans ce chapitre, nous ne faisons aucune distinction entre les organes récepteurs de la Daphnie (yeux, sensibilité dermatoptique). Les rôles particuliers de chacun de ces organes dans l'alternance des phases positives et des phases négatives et dans la production des impulsions motrices ne seront établis que par la suite.

formule qui symbolise l'existence de deux réactions opposées: l'une ($S \rightarrow P + A$) qui est la décomposition, sous l'action de la lumière, d'une substance S, l'autre ($S \leftarrow P + A$) qui en est la recomposition.

Pour expliquer les mouvements périodiques des Daphnies, il suffit alors d'admettre: 1° que la vitesse de décomposition des substances labiles est fonction de l'intensité lumineuse et qu'elle commande directement l'impulsion motrice positive; 2° que l'animal reste positif tant que les masses photosensibles non décomposées sont au-dessus d'un certain degré de concentration dans les cellules sensorielles, et qu'il devient négatif dès qu'elles tombent au-dessous. Cette hypothèse rend bien compte des faits principaux que nous avons relevés, à savoir que, d'une part, les vitesses des mouvements positifs sont fonction de l'intensité lumineuse; d'autre part que les durées des phases positives varient en raison inverse de l'intensité lumineuse et, qu'à intensité constante, les durées des phases négatives dépendent souvent de la durée de la phase positive qui les précède immédiatement (12).

Les phases négatives correspondent donc à des phases de régénération des substances photosensibles, tandis que les phases positives sont des phases d'impulsion motrice, pendant lesquelles la lumière, provoquant et entretenant cette impulsion, détruit rapidement les substances photosensibles des organes récepteurs.

Mais ce n'est pas tout: les mouvements périodiques des Daphnies montrent aussi, nous l'avons vu, des caractéristiques individuelles remarquables. Ces caractéristiques dépendent évidemment de la manière dont les individus supportent la lumière. De plus, très souvent, les durées des phases positives s'accroissent régulièrement, au cours d'une exposition à intensité constante. Il s'agit visiblement de phénomènes d'adaptation.

La périodicité caractéristique des mouvements d'une Daphnie est donc réglée par des phénomènes d'adaptation sensorielle. Nous dirons qu'elle dépend de la *capacité*

(12) Nous reprendrons dans le détail, au chapitre suivant, cette interprétation physico-chimique.

d'adaptation sensorielle de l'individu vis-à-vis de la lumière qui l'excite.

Le rapport :

$$\frac{\text{durée totale des phases positives}}{\text{durée totale du temps d'exposition}}$$

peut en donner une mesure dans chaque cas.

*
* *

Reprenons, en les groupant, les résultats de nos recherches sur le déterminisme des mouvements individuels des Daphnies exposées à la lumière blanche :

1° Les Daphnies sont sujettes à des *impulsions motrices* périodiques vers la lumière. Ces impulsions sont spontanées, puisqu'elles se produisent dans un champ lumineux uniforme, l'intensité lumineuse restant d'ailleurs constante.

2° La vitesse des mouvements positifs dépend étroitement de l'intensité lumineuse. Son accroissement est dû principalement à une augmentation de la rapidité des battements des antennes. Nous avons dit qu'elle est fonction de l'*action photokinétique*, le terme « photokinèse » désignant communément l'augmentation de l'activité motrice causée par l'action de la lumière.

3° Le moment d'apparition et la durée des phases sont déterminés par des processus d'adaptation sensorielle (notion de *capacité d'adaptation sensorielle*).

4° Tout se passe donc comme si chaque Daphnie était douée d'un « phototropisme positif », sorte de tendance latente ou virtuelle [signe primaire de G.-L. Clarke (13)]

(13) Clarke, *Change of phototropic and geotropic signs*, etc..., *Journ. Exp. Biol.*, 1930 ; et : *Quantitative aspects*, etc..., *Ibid.*, 1932. Clarke distingue deux signes « primaires », l'un positif, l'autre négatif, c'est-à-dire deux sortes de tendances fondamentales chez les Daphnies, l'une à aller vers la lumière, l'autre à aller vers l'ombre. Les individus qui manifestent la première tendance sont dits « positifs », les autres sont appelés « négatifs ». Les individus positifs, au dire de Clarke, ne sont qu'occasionnellement négatifs, les négatifs ne sont qu'occasionnellement positifs. Mais nous ne voyons pas la nécessité d'admettre la notion d'un signe primaire négatif. Car, 1° rien n'indique l'existence d'une implusion motrice négative qui soit l'inverse de l'impulsion motrice positive ; 2° il n'y a que des différences de capacité d'adaptation sensorielle entre Daphnies « positives » et Daphnies « négatives ».

qui devient actuelle, c'est-à-dire se manifeste par des mouvements de nage positifs dès que l'animal peut supporter l'intensité de la lumière (notion de *signe primaire positif*).

Le terme *signe primaire positif* que nous avons adopté pour désigner cette tendance indique qu'il s'agit effectivement d'une réaction primaire de l'organisme, réaction qui s'exécuterait infailliblement chaque fois que l'animal est placé dans un champ lumineux, si les circonstances physiologiques (état d'adaptation des cellules sensorielles) étaient toujours favorables.

5° Il n'y a pas de réaction phototropique négative. En effet, on ne peut point parler d'une « impulsion négative » dont les effets soient inverses de ceux de l'impulsion motrice positive. La meilleure preuve de l'existence de cette dernière est la croissance régulière de la rapidité des mouvements de nage positifs en fonction de l'intensité lumineuse. Or, aucune relation de ce genre ne se retrouve dans les mouvements négatifs: on observe d'abord, pour les intensités faibles et moyennes, *une indépendance totale de la vitesse des mouvements vis-à-vis de l'intensité lumineuse,* puis, à partir d'une certaine valeur de celle-ci, une réaction de fuite dont la rapidité semble atteindre presque aussitôt son maximum (voir p. 81).

Bref, à notre avis, l'animal, dans ses réactions phototropiques négatives, n'est pas *mû par la lumière,* comme il l'est manifestement pendant les phases de phototropisme positif; il cherche tout simplement à se mettre à l'abri de ses atteintes, et c'est pour cela qu'il se déplace vers l'ombre.

Ces différences nous paraissent fondamentales. Nous n'avons pas affaire ici à des réactions de même ordre, n'ayant entre elles d'autres différences que le sens dans lequel elles s'exécutent, mais à des réactions de deux ordres radicalement distincts, n'ayant pas du tout la même signification biologique, et dont les analogies ou ressemblances (orientation plus ou moins précise par rapport aux rayons lumineux) sont tout-à-fait superficielles.

Nous avions comparé (voir 2e partie, ch. I) les résultats finaux de l'action de la lumière sur les individus qui composent une population de Daphnies à des forces élémentai-

res variables agissant à chaque instant sur les individus. Puis nous avions soupçonné que ces forces élémentaires devaient être elles-mêmes les résultantes de l'activité d'une pluralité de facteurs internes (2e partie ch. II).

Ces facteurs internes interposés entre l'excitation et la réaction, nous les connaissons maintenant. Ce sont :

1° Le *signe primaire positif*, véritable *quid proprium* de l'animal, facteur invariable par conséquent, et *primum movens* de l'ensemble du comportement.

2° L'*action photokinétique*, facteur variable, dépendant de l'intensité de la lumière.

3° La *capacité d'adaptation sensorielle de l'individu*, facteur également variable, dépendant aussi de l'intensité lumineuse d'une part, et d'autre part de certains processus physiologiques que nous essayerons de déterminer.

Dans la suite de nos recherches expérimentales nous pourrons négliger le premier facteur, puisqu'il est invariable. Par contre, nous devrons toujours considérer que les réactions tropistiques des Daphnies sont le produit d'au moins deux facteurs, qui dépendent tous deux du degré de l'action de l'excitant lumineux sur les cellules sensorielles, mais chacun à sa manière.

§ 3. — L'adaptation sensorielle et l'optimum d'intensité

L'existence de processus d'adaptation sensorielle chez les Daphnies, processus dont nous venons de montrer le rôle dans les déplacements des individus, nous amène à traiter la question de l'existence d'un optimum d'intensité.

Depuis longtemps on s'est aperçu que la possibilité pour les Daphnies de s'adapter à des degrés différents d'intensité lumineuse jouait un rôle considérable dans leurs réactions (14). Les auteurs se sont demandé si les Daphnies peuvent s'adapter à toute lumière ou si, au contraire, il y a, pour chaque individu, une intensité à laquelle il est, suivant l'expression de Yerkes « naturellement accordé » et

(14) Voir 1re partie, ch. III, p. 32 à 35.

qui constitue pour lui un optimum. D'un côté comme de l'autre on a donné des réponses affirmatives et la question est en suspens.

Toutes ces contradictions tiennent à ce que les auteurs n'opéraient pas de la même manière et ne se faisaient pas la même idée de l'état d'adaptation.

Les premiers (15), partisans de l'adaptation à toute lumière, appellent état d'adaptation l'état d'équilibre auquel parvient toute population de Daphnies après un certain temps d'exposition à une lumière quelconque. « Si on laisse s'adapter à une lumière blanche d'intensité moyenne un matériel approprié de *Daphnia pulex* ou de *D. Magna*, les animaux au bout de quelque temps se répartissent uniformément dans leur cuve » (16).

Une population de Daphnies ayant atteint cet état d'adaptation ou d'équilibre répond par des « réflexes phototropiques » à toute variation suffisante de l'intensité lumineuse: « Si les conditions environnantes changent, c'est-à-dire si l'illumination est augmentée ou diminuée, la Daphnie est stimulée à nager à l'opposé de la lumière ou vers elle. Mais dès que l'animal est parvenu à s'adapter à la nouvelle intensité, il répond à une nouvelle stimulation de la même manière qu'il l'avait fait quand il était adapté à l'ancienne intensité » (17).

Autrement dit, quels que soient les changements d'intensité de la lumière, la population de Daphnies parviendra toujours à un état d'équilibre, ce qui n'est pas douteux d'après ce que nous avons vu. Dans ces conditions, on comprend fort bien que tous ces auteurs déclarent: « Tout porte à croire qu'il n'y a pas d'optimum absolu d'intensité lumineuse pour *Daphnia*, mais qu'il y a un optimum relatif, lequel est l'intensité à laquelle les animaux sont adaptés momentanément » (18); ou encore: « Je n'ai jamais pu

(15) Par exemple: Ewald, v. Hess, v. Frisch et Kupelwieser, Koehler, Clarke.

(16) v. Frisch et Kupelwieser, *Ueber den Einfluss der Lichtfarbe*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1913.

(17) Clarke, *Change of phototropic and geotropic signs*, etc..., *Journ. Exp. Biol.*, 1930.

(18) Clarke, Ibid.

obtenir chez les Cladocères de réactions durables; toujours il y a eu adaptation après un temps assez court » (19).

Or, YERKES avait abouti en 1900 à des conclusions opposées (20). Il avait constaté que les Daphnies exposées simultanément à des lumières d'intensités différentes finissent par se cantonner dans l'intensité la plus convenable pour elles. Il y aurait donc un optimum absolu, caractéristique de chaque individu.

La notion de capacité d'adaptation sensorielle permet aisément de résoudre la contradiction. Elle signifie que tout

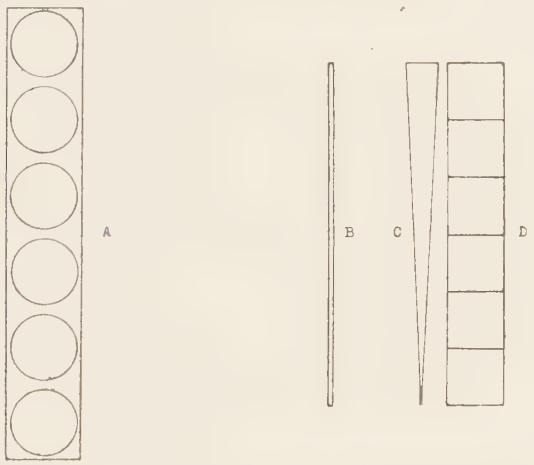


FIG. 12. — Appareil de Yerkes (légèrement modifié).
A : rampe de lampes. — B : diffuseur en verre dépoli. — C : prisme de gélatine. D : cuve à compartiments.

individu est *capable de s'adapter* au bout d'un temps plus ou moins long à toute lumière, *c'est-à-dire de présenter des phases de phototropisme positif*, mais que la durée de ces phases varie en raison inverse de l'intensité lumineuse. S'il en est ainsi, on comprend: 1° que, dans les cas où l'on expose les Daphnies à des lumières d'intensités différentes (appareil de YERKES), elles fréquentent au maximum des zones dont l'intensité constitue pour elles un optimum absolu;

(19) EWALD, *Ueber Orientierung, Lokomotion*, etc..., *Biol. Centralbl.*, 1910.
(20) YERKES, *Reactions of Entomostraca*, etc..., *Amer. Journ. Physiol.*, 1900. Voir aussi ici même : 1re partie, ch. III, p. 46.

2° que, dans le cas où on les expose à une seule lumière, comme dans une cuve éclairée longitudinalement, elles forment des équilibres statistiques qui varient suivant les intensités que l'on emploie.

Une expérience très simple va nous permettre de vérifier cette déduction et servira en même temps de preuve directe

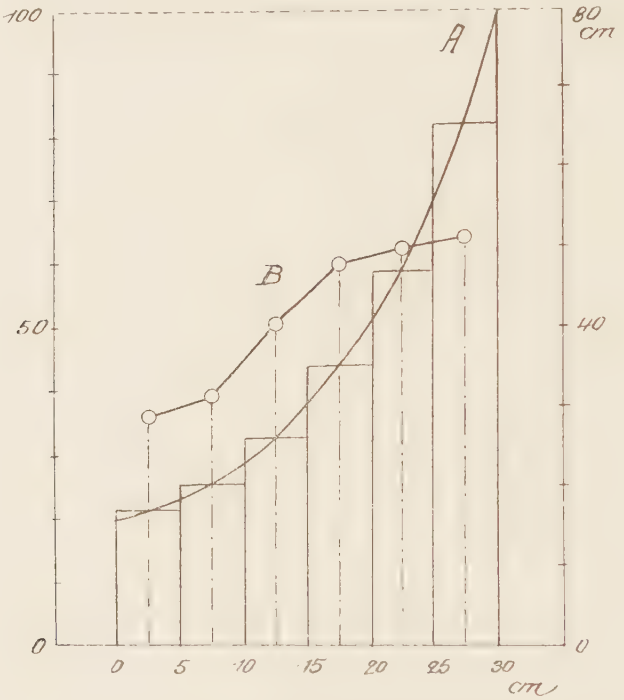


Fig. 13. — Relation entre la stabilisation du centre de gravité des populations et leur capacité moyenne d'adaptation sensorielle.

En abscisses : la longueur du prisme d'encre de chine.

En ordonnées : à gauche, les intensités relatives des lumières qui filtrent à travers le prisme (courbe A) ; à droite, les positions de stabilisation des centres de gravité des populations dans le tube de 80 cm. (courbe B).

à notre conception du rôle de la capacité d'adaptation sensorielle dans le déterminisme des mouvements périodiques des Daphnies.

Nous nous servirons de l'appareil de Yerkes (fig. 12) pour trier des populations de Daphnies suivant leur capa-

cité *moyenne* d'adaptation sensorielle vis-à-vis d'une lumière d'intensité donnée (par exemple la lumière qui filtre à travers la partie la plus mince du prisme de gélatine teintée). Au bout de 15 minutes d'exposition, nous introduirons dans la cuve un cloisonnement destiné à séparer les populations triées, et nous mettrons ces populations, les unes après les autres, après un repos suffisant à l'obscurité, dans notre tube coudé éclairé par un champ lumineux uniforme. Nous devons nous attendre à ce que leur répartition statistique, quand elles auront atteint leur position d'équilibre, dépende de leur capacité moyenne d'adaptation sensorielle.

C'est exactement ce que l'expérience confirme: les positions de stabilisation des centres de gravité viennent bien se disposer sur une courbe sensiblement parallèle à la courbe des intensités des lumières qui filtraient à travers le prisme de gélatine et dans lesquelles se triaient les populations de Daphnies (fig. 13).

§ 4. — Lois des déplacements d'ensemble des populations de Daphnies en lumière blanche

Il nous est facile maintenant, en reprenant les résultats des observations que nous venons d'exposer, de formuler les principales lois auxquelles obéissent les populations de Daphnies.

1° Le centre de gravité d'une population de Daphnies placée dans un champ lumineux uniforme décrit une courbe analogue aux courbes de Bessel, c'est-à-dire tend par oscillations vers une position d'équilibre.

2° La position de ce centre de gravité est à tout instant la résultante des mouvements périodiques des individus.

3° L'impulsion motrice globale d'une population dépend à la fois de l'action photokinétique et de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle de la population.

Sa mesure peut être donnée par la vitesse quasi-uniforme du déplacement positif du centre de gravité, pendant la première oscillation, peu après le début de l'exposition à la lumière (fig. 14).

4° La position de stabilisation du centre de gravité ne dépend que de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle de la population vis-à-vis de la lumière employée.

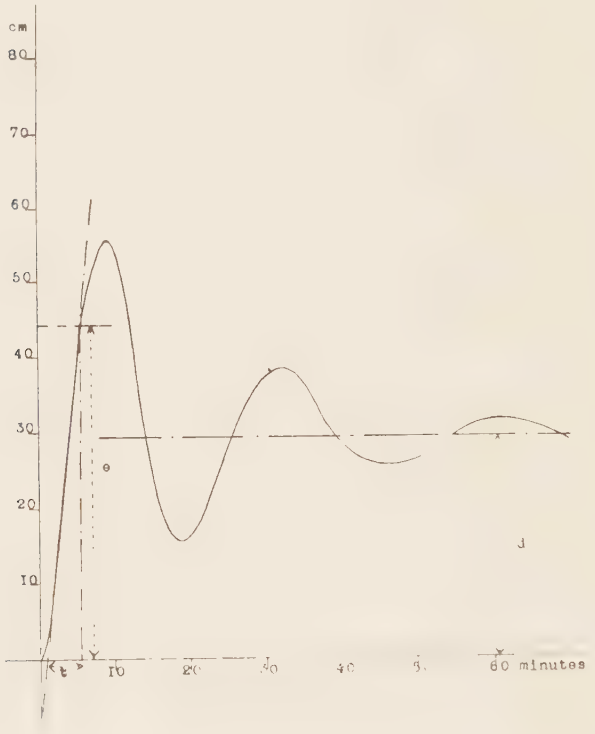


FIG. 14. — Mesures de l'impulsion motrice globale d'une population et de sa capacité moyenne d'adaptation sensorielle.

$\frac{c}{t}$, vitesse uniforme du centre de gravité pendant la première demi-oscillation, mesure de l'impulsion motrice globale.

d, distance de la position de stabilisation du centre de gravité à l'origine, mesure de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle.

La distance de l'origine à la position de stabilisation peut donc fournir une mesure de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle de la population dans chaque cas (fig. 14).

*
* *

L'analyse du comportement tropistique des Daphnies en lumière blanche est faite dans ses grandes lignes. Nous connaissons maintenant les différentes variables qui dépendent de l'intensité de la lumière. Nous savons donc exactement ce que nous mesurons quand nous mesurons l'une ou l'autre de ces variables ; et nous savons aussi qu'on ne peut pas les prendre indifféremment l'une pour l'autre.

Nous devrons retrouver, quand nous étudierons le phototropisme des Daphnies en lumière monochromatiques, sinon exactement les mêmes phénomènes, du moins le jeu des mêmes facteurs. Cette hypothèse sera évidemment le fil directeur de nos nouvelles recherches.

CHAPITRE II

ESSAI D'UNE INTERPRÉTATION PHYSICO-CHIMIQUE DES MOUVEMENTS PÉRIODIQUES ET DES PROCESSUS D'ADAPTATION DES DAPHNIES SOUMISES A L'ACTION DE LA LUMIÈRE BLANCHE

Nous avons indiqué au chapitre précédent qu'une théorie générale de l'excitation photique pouvait servir à expliquer la périodicité des phases positives et négatives. Nous allons maintenant développer cette idée. Nous obtiendrons ainsi des précisions nouvelles sur le mécanisme physico-chimique des réactions des Daphnies et sur leurs processus d'adaptation.

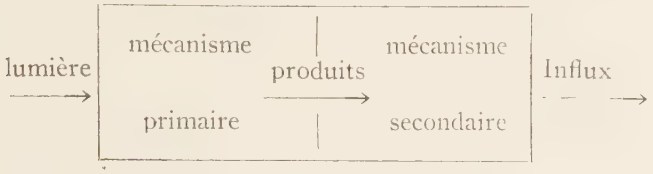
§ 1. — Rappel des formules de S. Hecht

L'un des principaux auteurs de la théorie de l'excitation photique en question est le physiologiste américain Selig Hecht.

Après de longues recherches sur les propriétés physiques des systèmes photosensoriels (1), il a été amené à conclure que l'excitation photique consiste essentiellement en deux mécanismes : un mécanisme primaire, qui est une réaction photochimique, dont les produits déclenchent, lorsqu'ils sont parvenus à un degré de concentration suffisant, l'action du mécanisme secondaire ; ce dernier produit alors

(1) S. Hecht, *Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes, Ergebnisse der Physiol.*, 1931.

directement l'influx nerveux sensitif et à sa suite la réaction motrice:



Le processus primaire, le seul qui nous intéresse ici, est formé de deux réactions chimiques opposées, une réaction de décomposition et une réaction de recombinaison. Hecht pense que les cellules rétiniennes contiennent une substance S qui se décompose (photolyse) sous l'influence de la lumière en deux molécules P et A. Cette réaction est réversible, c'est-à-dire que les molécules P et A se recombinent spontanément, indépendamment de l'action de la lumière:

$$S \underset{\text{obscurité}}{\overset{\text{lumière}}{\rightleftarrows}} P + A.$$

La réaction S→P + A est du premier ordre ou monomoléculaire, c'est-à-dire qu'un seul type de molécule S entre en jeu dans la réaction d'une manière active. La réaction S←P + A est du deuxième ordre ou bimoléculaire.

Les vitesses de ces deux réactions sont fort différentes, car elles n'obéissent pas aux mêmes lois:

1° la vitesse de la réaction S→P + A dépend de l'intensité lumineuse et de la concentration de la substance photosensible. Elle est donnée par la formule:

$$\left(\frac{\partial x}{\partial t}\right)_1 = k_1 I (a - x);$$

où x est la concentration de P ou de A (x unités de S sont détruites pendant un temps t et forment une quantité égale de P et de A); k_1 est une constance de vitesse; I, l'intensité lumineuse; a, la concentration initiale de S.

2° La réaction inverse S←P + A, indépendante de la lumière, ne dépend que de la loi d'action de masses (2); sa vitesse est :

$$\left(\frac{\partial x}{\partial t}\right)_2 = -k_2 x^2$$

où k_2 est une nouvelle constante de vitesse et x^2 le produit des concentrations égales de P et de A.

La somme algébrique de ces deux vitesses partielles donne la vitesse réelle de décomposition de S :

$$\frac{dx}{dt} = k_1 I (a - x) - k_2 x^2$$

Telle est la formule fondamentale de Hecht.

§ 2. — Application de la formule de Hecht a l'étude des mouvements périodiques et des processus d'adaptation des Daphnies

La formule de Hecht ne peut être appliquée telle quelle aux réactions des Daphnies. C'est, qu'en effet, elle a été établie à partir d'expériences faites sur des réactions motrices très différentes de celles-ci. C'étaient des réflexes, comme la rétraction des siphons de la Mye (Mya arenaria) déclenchés par des excitations photiques.

Si, par exemple, on éclaire une Mye avec une lumière d'intensité I constante, pendant un temps assez long, l'animal rétracte ses siphons au bout d'un certain temps dit de réaction, puis revient à son état antérieur et ne fournit plus d'autre réaction. Il s'est adapté à la lumière, c'est-à-dire que sa sensibilité s'est modifiée de telle manière qu'une intensité lumineuse I + Δ I est maintenant nécessaire pour obtenir une nouvelle réaction (3).

(2) D'après la loi d'action de masses, la vitesse d'une réaction polymoléculaire est proportionnelle au produit des concentrations des substances actives. (Cf. William C. Mc C. Lewis, *Traité de chimie physique*, trad. franç., Masson éd., t. I, p. 101 et suivantes).

(3) Hecht, *op. cit.*, p. 290-291.

L'état d'adaptation se marque donc, dans les expériences de Hecht, par une immobilisation de l'animal (état stationnaire).

Dans nos expériences sur les Daphnies, les phénomènes sont très différents et aussi plus compliqués: il y a une alternance de phases positives et de phases négatives: l'animal tantôt fait face à la lumière, tantôt lui tourne le dos; l'excitation photique des yeux subit donc des éclipses, ou tout au moins des variations considérables, car les yeux sont entourés d'une couche de pigment noir du côté dorsal; de plus il existe un sens dermatoptique chez les Daphnies, comme nous l'avons vu, et ce sens est continuellement excité par la lumière, aussi bien pendant les phases négatives que pendant les phases positives; enfin l'état d'adaptation se marque ici, non plus par une immobilité des animaux, mais par une égalisation des durées des phases positives et négatives.

Si donc nous voulons utiliser la formule de Hecht, il nous faudra l'adapter aux faits particuliers que nous étudions en nous servant d'hypothèses auxiliaires que nous fournira précisément l'analyse de ces faits.

Pour simplifier le problème, nous négligerons l'excitation à peu près constante du sens dermatoptique. Il est probable qu'elle ne joue pas un rôle considérable dans le phénomène de l'alternance des phases (4). Nous ne tiendrons compte ici que de l'excitation photique des yeux et de ses variations périodiques.

Examen des graphiques tirés de l'observation des mouvements d'individus isolés et construction des courbes d'adaptation

Reprenons les graphiques, obtenus à l'aide d'un cylindre enregistreur, des mouvements de Daphnies soumises, dans notre tube coudé de 80 cm., à l'action d'un champ uniforme de lumière blanche d'intensité constante.

Parmi ces graphiques, un grand nombre montrent une alternance régulière de phases positives et de phases néga-

(4) Voir à ce sujet plus bas, p. 142.

tives et, de plus une croissance régulière de la durée de ces phases (fig. 8).

La croissance régulière de la durée des phases positives dénote, nous l'avons dit, l'existence de processus d'adaptation à la lumière. Elle doit donc pouvoir servir à représenter le développement de ces processus.

En conséquence, théoriquement, pour obtenir la courbe représentant l'adaptation progressive d'une Daphnie à une lumière donnée, il suffit de porter en ordonnées les durées

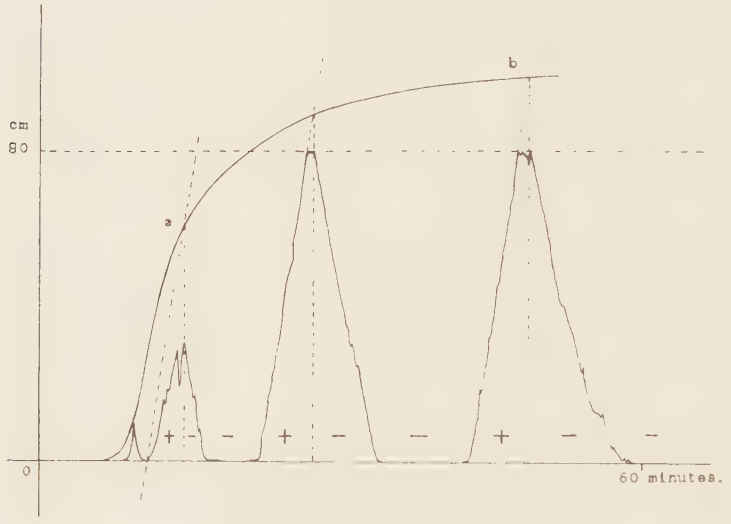


Fig. 15. — Construction d'une courbe d'adaptation.

des phases positives successives et en abscisses les temps au bout desquels ces phases se produisent.

Pratiquement, il vaut mieux prendre pour ordonnées des valeurs qui soient égales au produit des durées des phases positives par un coefficient constant. Or, la vitesse moyenne des mouvements positifs, dans chaque phase, pour une Daphnie exposée à une lumière d'intensité constante, est à peu près constante (5). Cette vitesse peut nous fournir

(5) Ceci est vrai pour les phases positives d'assez grande amplitude. Pour les phases de petite amplitude, la vitesse est un peu plus faible. Mais on peut négliger cette variation de vitesse, car les phases de petite amplitude sont également de faible durée.

le coefficient voulu. Pour tracer pratiquement une bonne courbe d'adaptation, il nous suffira donc de porter en ordonnées les espaces parcourus pendant les phases positives, c'est-à-dire de joindre par une courbe continue les sommets des trajets dessinées sur le graphique (fig. 15).

Quand ces trajets n'ont pas été accomplis d'une seule venue, quand des retours ont eu lieu pendant la phase positive, il faut totaliser les durées des trajets positifs accomplis pendant cette phase et les multiplier par le coefficient « vitesse moyenne des autres trajets ». Le point obtenu

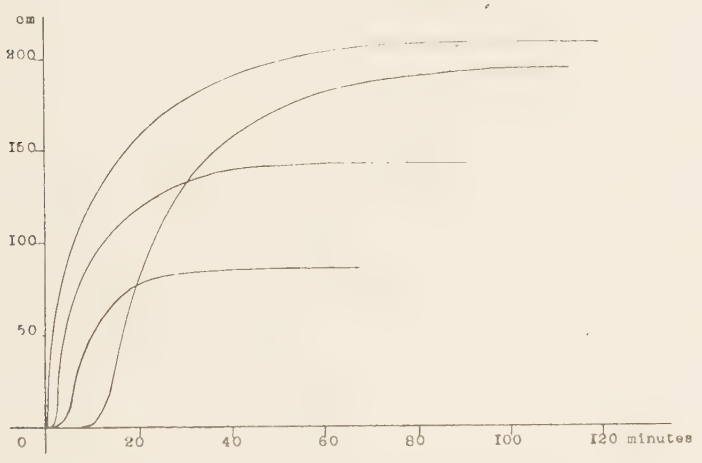


Fig. 16. — Exemples de courbes d'adaptation.

doit être porté à l'aplomb du sommet du dernier trajet positif de la phase (fig. 15, *a*).

Quand le trajet positif a été interrompu par l'extrémité du tube côté lumière, il faut le prolonger jusqu'à l'aplomb du point qui marque le début de la phase négative consécutive. Car si la Daphnie n'avait pas été interrompue dans son mouvement positif, elle serait vraisemblablement allée jusque-là (fig. 15, *b*).

On parvient à construire de la sorte des courbes très régulières en forme d'S, mais dont les branches ne sont pas symétriques autour d'un point d'inflexion (fig. 16).

Ce sont ces courbes que nous allons tâcher d'analyser.

Analyse des mouvements des Daphnies dans l'état d'adaptation

Commençons par le cas le plus simple: la Daphnie est adaptée à la lumière à laquelle on l'expose; les phases positives et les phases négatives ont des durées à peu près constantes (fig. 17).

L'hypothèse que suggère immédiatement cette périodicité est la suivante: la Daphnie, dans son mouvement positif, semble aller vers la lumière jusqu'à un certain épuisement de son stock de substance photosensible. Tra-

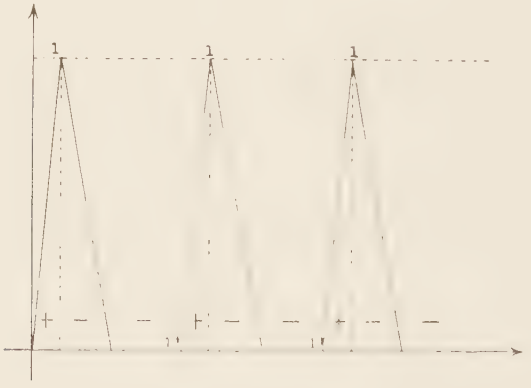


Fig. 17. — Mouvements périodiques de Daphnies adaptées à la lumière excitatrice (schéma).

duisons en langage physico-chimique: elle reste positive tant que la concentration de S est au-dessus d'une certaine limite inférieure l. Elle devient négative et tourne le dos à la lumière dès que cette concentration limite est atteinte.

Pendant la phase négative qui suit, la substance S se régénère. Au bout d'un certain temps, rigoureusement déterminé et dépendant, semble-t-il de la durée de la phase précédente, la Daphnie redevient positive. Nous dirons que la concentration de S dans ce processus de régénération, finit par atteindre une limite supérieure l′ et que ce phénomène déclenche un nouveau changement de signe.

Bref, en utilisant la formule de Hecht, on a :

$$\text{phases positives : } (a-x) \searrow l \text{ avec une vitesse : } \left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = C\,(a-x) - k_2 x^2$$

$$\text{phases négatives : } (a-x) \nearrow l' \text{ avec une vitesse : } \left(\frac{dx}{dt}\right)_2 = -\,k_2 x^2. \qquad (6)$$

Autrement dit, la valeur de (a-x) se trouve continuellement comprise entre deux limites l et l'.

l et l' doivent être des constantes. Car la Daphnie doit redevenir automatiquement positive ou négative à chaque fois par le même mécanisme (les mêmes causes produisent les mêmes effets).

Mais ces constantes peuvent être de deux espèces : ou bien des *différences constantes* de a et de x, ou bien des *rapports constants* de a à x. La suite de l'analyse nous permettra de choisir entre ces deux hypothèses.

Analyse des mouvements des Daphnies pendant les processus d'adaptation.

En général quand on expose une Daphnie à l'action d'une lumière d'intensité donnée, elle n'est pas adaptée à cette lumière. On observe alors, comme il a été dit, des processus d'adaptation caractérisés par une croissance régulière des phases positives.

Souvent même, la première phase positive d'amplitude notable ne se produit qu'après un certain temps après la mise en expérience (fig. 18).

Ainsi, au début, la Daphnie ne peut pas supporter la lumière à laquelle on la soumet et elle reste négative ; puis elle finit par s'y adapter, c'est-à-dire qu'elle la supporte périodiquement pendant des durées qui croissent régulièrement jusqu'à une certaine limite.

Traduisons en langage physico-chimique à l'aide des formules précédentes : au début de l'expérience la décomposition de la substance S est telle que (a-x) atteint tout de

(6) Comme dans ces expériences l'intensité lumineuse est constante, nous remplaçons, dans l'expression $k_1 I\,(a-x)$, $k_1 I$ par la constante C.

suite la limite l; cela tient, d'une part à ce que C est relativement grand (à cause de la forte intensité lumineuse) et, d'autre part, à ce que a est relativement petit. La Daphnie tourne donc le dos à la lumière et S se régénère. Dès que (a-x) a atteint, par la régénération de S, la limite l', la Daphnie se tourne vers la lumière; mais presque aussitôt (a-x) retombe à l et l'animal redevient négatif; ce qui fait qu'on n'observe pas au début de phases positives notables.

Au bout d'un certain temps, des phases positives d'une

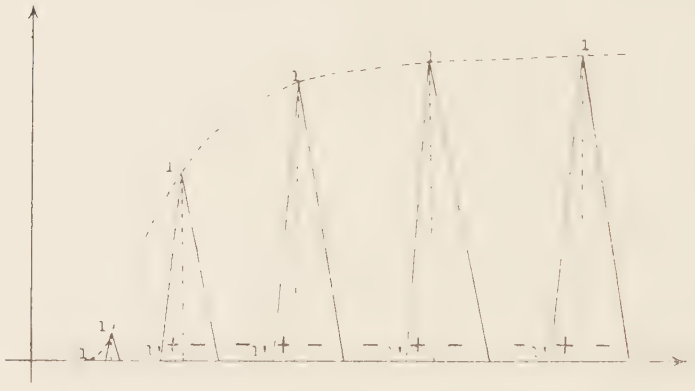


Fig. 18. — Mouvements périodiques de Daphnies s'adaptant à la lumière excitatrice (schéma).

durée croissante se produisent périodiquement: cela veut dire évidemment que le temps que met (a-x) à passer de la valeur l' à la valeur l devient de plus en plus long.

Comment cela peut-il se faire? Il faut bien que quelque chose ait varié depuis le début de l'expérience. Mais sur quel terme de l'expression

$$C\ (a \quad x) - k_2\, x^2$$

devons-nous faire porter cette variation?

C'est ici le lieu de reprendre les deux hypothèses que nous avons envisagées plus haut au sujet de l et de l':

1° *l et l' sont des différences constantes de a et de x.* — Dans cette hypothèse, l'animal devient négatif ou positif

dès que certaines valeurs *fixes* (a-x) de la concentration de S sont atteintes. S'il en était ainsi, il faudrait admettre, pour que la durée des phases varie, que les vitesses de décomposition et de recombinaison de S varient également; or, cette supposition est absurde, puisque C et k_2 sont des constantes.

2° *l et l' sont des rapports constants de a à x.* — Dans cette hypothèse, l'animal devient négatif ou positif dès que sont atteintes certaines valeurs variables (a-x) de la concentration de S, valeurs déterminées par des *rapports constants* de la concentration de la substance S non décomposée à celle des produits photolytiques.

Désignons par $\lambda = \frac{a}{x}$ et $\lambda' = \frac{a}{x}$ ces rapports constants.

Dans ces conditions, il suffit que la valeur de a varie pour que la durée des phases positives ou négatives varie; particulièrement, il suffit que a croisse de manière progressive pour que la durée des phases positives croisse également de manière progressive.

Nous avions désigné par a la concentration *initiale* de S. Comme a varie, nous introduirons maintenant une nouvelle notion, celle de *concentration du stock de base de S*, concentration variable, que nous désignerons par a. Ce sont les variations de la concentration de ce stock de base qui causent les variations de durée des phases.

Mais si cette concentration augmente, ce ne peut être qu'indépendamment de la réaction de recombinaison, car celle-ci n'a pas le pouvoir de reconstituer un stock de S supérieur à celui qui a été décomposé. Il faut donc qu'il y ait apport de nouvelles quantités de S, venant du milieu extérieur à la cellule photosensorielle, pour que l'on puisse observer une croissance quelconque de la durée des phases positives.

Bref, *l'essentiel des processus d'adaptation à la lumière, chez les Daphnies, dans leurs réactions tropistiques, consiste en une formation ou sécrétion de nouvelles masses photosensibles.*

Soit $a = f(t)$ la fonction qui symbolise la croissance de la concentration du stock de base de S. Notre schéma de l'alternance des phases positives et négatives devient alors :

phases positives : $(a - x) \searrow I = \lambda \frac{a}{x}$ avec une vitesse :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = C\,[f(t) - x] - k_2 x^2$$

phases négatives : $(a - x) \nearrow I' = \lambda' \frac{a}{x}$ avec une vitesse :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_2 = -k_2 x^2$$

Vérifications

Nous venons de voir que l'on peut essayer de rendre compte de la périodicité caractéristique des réactions phototropiques chez les Daphnies et de leurs processus d'adaptation en utilisant les conceptions de Hecht sur le mécanisme photochimique de l'excitation photique et en formulant certaines hypothèses auxiliaires suggérées par l'examen des faits. L'application des formules de Hecht à ces faits n'a d'ailleurs elle-même qu'une valeur d'hypothèse.

Il faut maintenant que nous vérifiions par le calcul et l'expérience la légitimité de toutes ces hypothèses.

La vérification la plus simple consiste à calculer à l'aide de nos formules le rapport des durées d'une phase positive quelconque et de la phase négative consécutive, *dans l'état d'adaptation*, et à voir si cette relation se retrouve effectivement dans l'expérience (7).

Pendant la première phase positive, la vitesse réelle de la décomposition de S est :

$$\frac{dx}{dt} = C\,(a - x) - k_2 x^2$$

(7) Pour le détail des calculs, voir l'appendice II.

C'est une équation différentielle à variables séparées. On a :

$$dt = \frac{dx}{C(a-x) - k_2 x^2}$$

Une intégration classique donne la durée T_1 de la première phase positive :

$$T_1 = \frac{1}{\sqrt{C(C+4ak_2)}} \cdot L \frac{2k_2 a l + C(l-a) + \sqrt{C(C+4ak_2)}(a-l)}{2k_2 a l + C(l-a) - \sqrt{C(C+4ak_2)}(a-l)}$$

L désignant le logarithme népérien.

L'expression se simplifie si l'on peut faire cette hypothèse que $\frac{4ak_2}{C}$ est petit, c'est-à-dire que $4ak_2$ est petit devant $k_1 I$.

Or, cette hypothèse est admissible, car Hecht donne les valeurs suivantes de k_1 et de k_2 :

$$k_2 = 0{,}0004\, k_1$$

pour les bâtonnets de la rétine humaine, qui sont probablement les éléments de cette rétine les plus semblables aux cellules rétiniennes des Daphnies.

On peut prendre alors :

$$T_1 = \frac{1}{C} L \frac{k_2 a l}{k_2 a l + C(l-a)}$$

La deuxième phase périodique aura une durée T_2 obtenue en remplaçant a par l', puisque, à partir de la première phase négative, x oscille entre l et l'.

Donc :

$$T_2 = \frac{1}{C} L \frac{k_2 l l'}{k_2 l l' + C(l - l')}$$

Or, cette expression est également celle de T_n. Donc la durée des phases positives, dans l'état d'adaptation est théoriquement constante.

Calculons maintenant la durée des phases négatives pendant l'état d'adaptation.

Soit μ la concentration de x quand la concentration de S atteint la limite $l = \lambda \frac{a}{x}$ et μ' la concentration de x quand celle de S est $l' = \lambda' \frac{a}{x}$. Pendant la première phase négative, la concentration de x croît de μ à μ' avec une vitesse dont la valeur absolue est:

$$\frac{dx}{dt} = k_2 x^2$$

Cette formule peut nous servir à calculer la durée T'_1 de la première phase négative. On obtient:

$$T'_1 = \frac{1}{k_2}\left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{\mu'}\right)$$

Il est clair, d'après cette équation, que dans l'état d'adaptation, la durée des phases négatives est théoriquement constante; elle est inversement proportionnelle au facteur k_2 et directement proportionnelle à la différence.

$$\frac{1}{\mu} \quad \frac{1}{\mu'}$$

μ et μ' étant les limites de x.

Conclusion. — En supposant $\frac{a\,k_2}{k_1\,I}$ suffisamment petit, ce qui est plausible, le rapport de la durée d'une phase positive quelconque à la durée de la phase négative consécutive est constant.

L'expérience montre qu'il en est bien ainsi, même quand, pour une raison indéterminée, les durées des phases positives varient dans certaines limites pendant l'état d'adaptation (fig. 19).

Les formules de HECHT, ainsi que nos hypothèses auxiliaires conviennent donc parfaitement pour rendre compte de la périodicité des mouvements des Daphnies

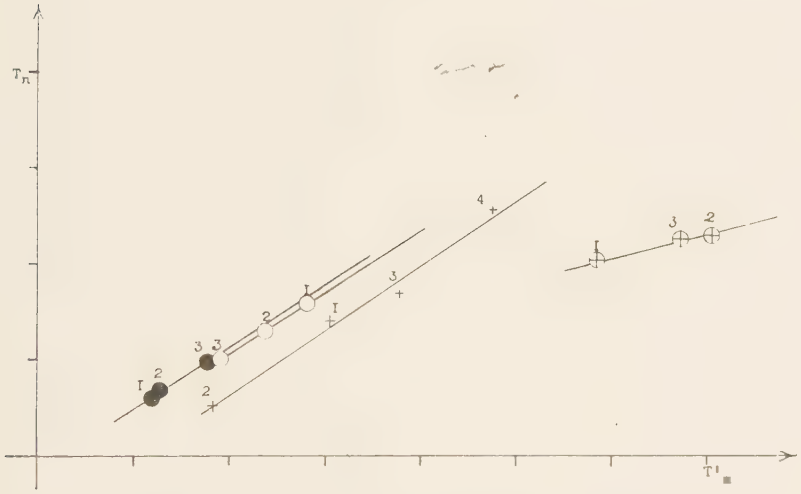


FIG. 19. — Relation entre la durée des phases positives (T^n) et celle des phases négatives consécutives (T'^n) pendant l'état d'adaptation.

1, 2, 3... Ordre des phases positives (ou des phases négatives consécutives). Chaque division représente une minute.

Détermination de la loi de la croissance du stock de base de S

Nous avons vu que l'essentiel des processus d'adaptation des Daphnies à la lumière consiste en une formation de nouvelles masses photosensibles. Autrement dit, en une croissance régulière de la concentration a du stock de base de cette substance, jusqu'à une certaine limite.

La loi de cette croissance est intéressante à plus d'un titre. Malheureusement sa détermination est loin d'être aisée.

En effet, pour déterminer par le calcul avec une approximation aussi bonne que possible la forme de la relation: a f (t), il faudrait pouvoir partir de l'équation de la vitesse réelle de décomposition de S pendant une phase positive, quand l'animal s'adapte à la lumière:

$$\frac{dx}{dt} = k_1 I [f(t) - x] - k_2 x^2$$

et, essayant les hypothèses plausibles sur la fonction a = f (t), choisir celle qui convient le mieux pour rendre compte de la croissance de la durée des phases positives que l'on observe expérimentalement.

Mais cette équation est impossible à résoudre dans l'ignorance où nous sommes des conditions limites I et I′ et des constantes k_1 et k_2.

Force nous est donc de nous rabattre sur des probabilités moins hautes et sur des approximations moins bonnes. Voici le procédé que nous avons adopté:

1° Nous pouvons nous faire d'abord une idée approximative de l'allure générale de la fonction $T_n = f(a)$ qui relie la durée des phases positives à la valeur de a *pendant l'état d'adaptation.*

En effet, la durée de la première phase positive est donnée par l'équation:

$$T_1 = \frac{1}{C} L \frac{k_2 a I}{k_2 a I - C(a - I)}$$

Dans l'étude de la fonction T_1 s'introduit la valeur:

$$a_1 = \frac{k_1 I I}{k_1 I - k_2 I}$$

Cette valeur, si elle annulait le dénominateur de la fonction rendrait T_1 infini. Comme T n'est jamais infini dans la réalité, on est conduit à la condition:

$$k_2 > \frac{k_1 I (I' - I)}{I I'}$$

entre les limites l et l', les coefficients indéterminés k_1 et k_2 et la constante de l'expérience I.

Cette condition étant posée, on peut montrer que T varie en fonction de a suivant la courbe générale de la figure 20.

Or, il est tout à fait probable que T varie de cette manière en fonction de a *pendant les processus d'adapta-*

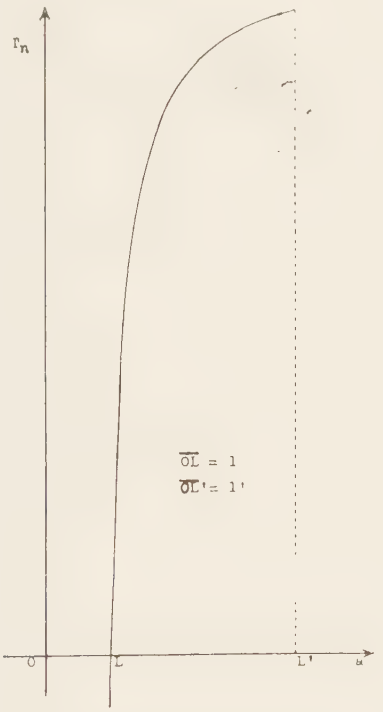


FIG. 20. — Forme générale de la loi de la croissance de la durée T^n des phases positives en fonction de la concentration *a* du stock de base de la substance photosensible.

tion. On peut donc considérer cette courbe comme représentant avec vraisemblance la fonction générale $T_n = f(a)$

2° En considérant les courbes d'adaptation de la figure 16, courbes en S à branches non-symétriques autour d'un point d'inflexion, comme nous l'avons dit, nous sommes amenés à penser que la courbe de croissance de a doit être également une courbe en S.

En effet, au début de l'expérience, les valeurs de a sont trop faibles pour donner lieu à des phases positives notables; ensuite les phases croissent et, à la fin, leurs durées s'égalisent. Quelle que soit la forme exacte de la fonction $T_n = f(a)$, on voit que nécessairement, on passe d'une croissance assez faible de a à une croissance rapide, puis de nouveau à une croissance de plus en plus faible pour arriver asymptotiquement à un niveau supérieur que a ne dépasse plus (fig. 22 A).

Or, cette remarque nous suggère aussitôt une hypothèse nouvelle: la courbe de croissance de a est vraisemblable-

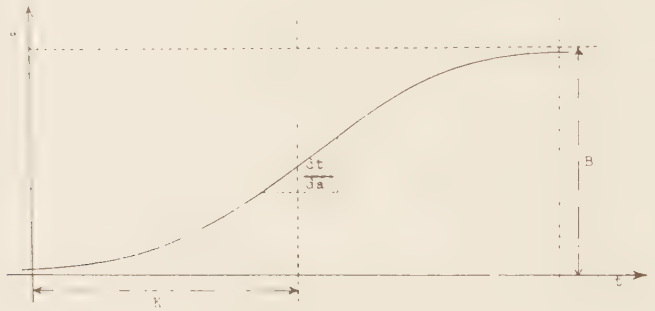


FIG. 21. — Courbe représentative de la fonction:

$$t = K + A \log \frac{a}{B - a}$$

ment beaucoup plus régulière que la courbe d'adaptation: il se pourrait que ce soit une courbe en S à branches symétriques autour d'un point d'inflexion.

3° De telles courbes ne sont pas rares en biologie; elles représentent particulièrement des *phénomènes de croissance de masses.*

La marche à suivre est alors toute tracée: nous prendrons l'une ou l'autre des formules que l'on a données de ces courbes en S et nous chercherons, par voie graphique, si les ordonnées des points des courbes construites à l'aide de ces formules sont bien reliées, pour certaines valeurs de leurs constantes, aux ordonnées correspondantes des courbes d'adaptation par une fonction $T_n = f(a)$ dont la

courbe soit analogue à la courbe d'allure générale de la figure 20.

Si cette vérification réussit, nous serons fondé à penser que les courbes essayées représentent, avec une probabilité suffisante, la croissance de a.

Nous nous sommes servi d'une formule relativement simple de courbe en S que nous a fournie M. le Professeur VLÈS. Cet auteur l'avait antérieurement étudiée pour représenter des processus de cancérisation (8).

Soient t et a les deux variables, K l'abscisse du point d'inflexion, B l'ordonnée de l'asymptote supérieure de la courbe, A une constante qui dépend de B et de la pente au point d'inflexion. On a :

$$t = K + A \log \frac{a}{B - a}$$

où : $A = 0{,}57 \cdot B \ldots \quad \frac{dt}{da}$ (voir l'appendice II).

Les calculs et les constructions graphiques indiquent que les courbes en S définies ci-dessus conviennent bien pour représenter la loi de croissance de a dans les conditions posées.

En effet choisissant convenablement les valeurs de B et de $\frac{dt}{da}$, les points des courbes en S ainsi obtenues ont pour ordonnées des valeurs qui sont liées aux ordonnées correspondantes de la courbe d'adaptation par une fonction qui entre dans le cadre général des fonctions $T_n = f(a)$ définies plus haut (fig. 22 B).

Par exemple, la courbe a_1 convient bien pour représenter la croissance de a dans le cas de la courbe d'adaptation de la figure 22, A. On le voit à l'allure régulière de la fonction $T_n = f(a_1)$.

De plus, des calculs et des constructions analogues montrent que la vitesse de croissance de a ne peut être choisie,

(8) F. VLÈS et DE COULON, *Recherches sur les propriétés physico-chimiques des tissus*, etc..., *Archives de Physique Biol.*, vol. 9, 1931, p. 209.

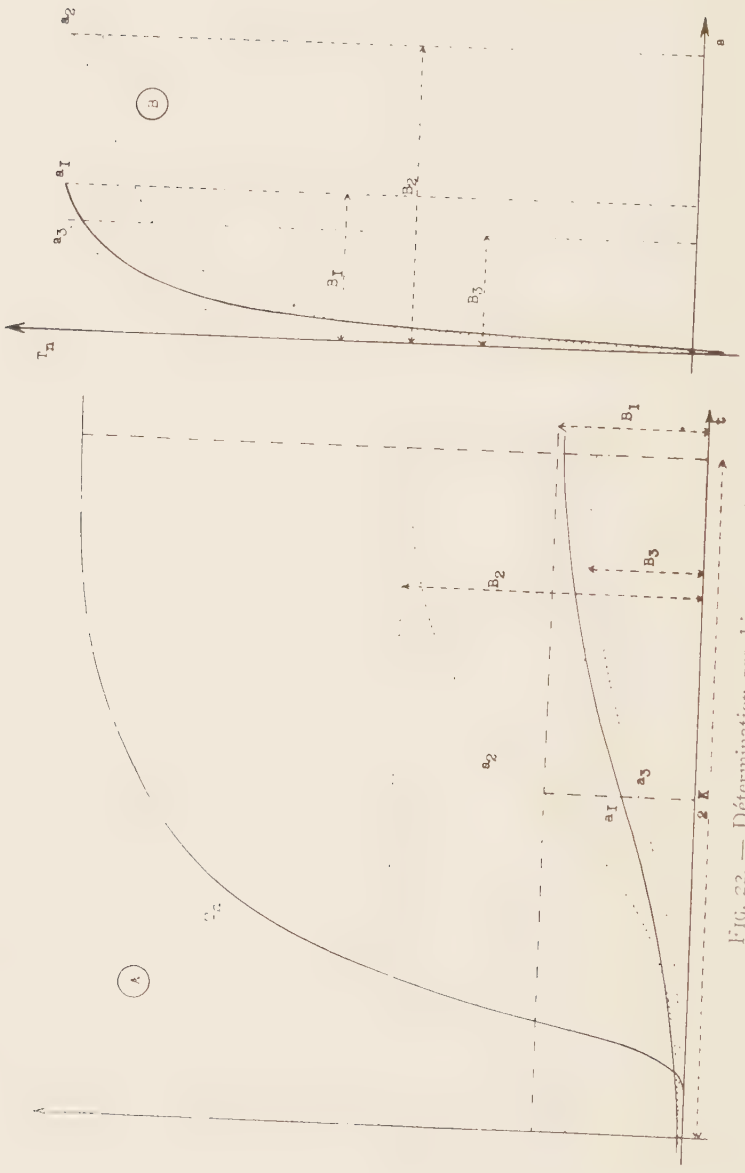


FIG. 22. — Détermination graphique approchée de la loi de croissance de a.

pour chaque courbe d'adaptation, que dans certaines limites assez étroites. Ainsi les courbes a_2 et a_3 ne conviennent pas du tout, car les fonctions $T_n = f(a_2)$ et $T_n = f(a_3)$ sont représentées par des courbes trop irrégulières (fig. 22, B). Les vitesses qui conviennent le mieux sont celles qui permettent d'obtenir des courbes voisines de la courbe a_1.

Nous avons donc, en déterminant avec soin les limites des valeurs convenables de $\frac{dt}{da}$, un procédé qui, à défaut d'un autre plus rigoureux, peut nous servir à approcher les valeurs des vitesses de croissance de a dans chaque cas (9).

§ 4. — Conséquences

Nous avons dit plus haut (chapitre précédent, p. 87) que la capacité d'adaptation sensorielle d'un individu vis-à-vis d'une lumière donnée pouvait être mesurée par le rapport :

$$\frac{\text{durée totale des phases positives}}{\text{durée totale du temps d'exposition}}$$

D'après les analyses précédentes, nous savons que la durée des phases positives dépend : 1° de la vitesse de croissance de a pendant la période d'adaptation ; 2° de la concentration finale $a = B$ de la substance photosensible lorsque l'animal est adapté.

Nous pouvons donc dire maintenant que *la capacité d'adaptation sensorielle d'une Daphnie vis-à-vis d'une lumière blanche donnée dépend de la vitesse de croissance de la masse photosensible dans ses cellules sensorielles et de la concentration finale de cette masse* (10).

(9) Il est évident que les courbes en S ainsi obtenues ne représentent pas exactement la loi de croissance de a, mais une *fonction linéaire* de cette croissance. Car les valeurs de T^n sont égales aux durées des phases positives multipliées par le coefficient constant V (voir p. 100). Pour avoir les vraies valeurs de a, il faudrait diviser les valeurs des ordonnées des courbes en S par V.

(10) Cette formule pourrait vraisemblablement être simplifiée. Car il est fort probable que les valeurs de $\frac{dt}{da}$ et de B pour chaque courbe de croissance

D'autre part, nous avons mesuré la capacité moyenne d'adaptation sensorielle d'une population par la distance de la position de stabilisation de cette population à l'origine (chapitre précédent, p. 94). Et cette stabilisation, nous l'avons remarqué, n'est que la résultante des mouvements périodiques des Daphnies adaptées. Or, d'après nos analyses précédentes, la durée de ces mouvements est fonction de la concentration finale a = B.

La capacité d'adaptation sensorielle moyenne d'une population dépend donc des concentrations finales des masses photosensibles dans les cellules sensorielles des Daphnies adaptées (11).

*
* *

Nous avons vu que les propriétés caractéristiques des mouvements des Daphnies pouvaient être expliquées à l'aide de deux groupes d'hypothèses:

1° *Hypothèses physico-chimiques:*

a) une réaction monomoléculaire de décomposition $S \rightarrow P + A$;

b) une réaction bimoléculaire de recombinaison $S \leftarrow P + A$.

2° *Hypothèses physiologiques:*

a) deux limites pour les concentrations relatives de S et de P et de A, l'une pour le déclenchement d'une phase négative, l'autre pour le déclenchement d'une phase positive;

de *a* convenant aux conditions posées ci-dessus soient fonction l'une de l'autre. Si cela est, la capacité d'adaptation sensorielle devient uniquement fonction de $\frac{dt}{da}$. Mais le nombre de nos graphiques expérimentaux utilisables a été insuffisant pour le démontrer.

(11) Dans ce chapitre, nous avons fait abstraction de la sensibilité dermatoptique. Celle-ci peut néanmoins aussi jouer un rôle dans les équilibres statistiques, avoir une capacité d'adaptation propre, dont les effets viendraient s'ajouter à ceux des cellules visuelles. Nous montrerons qu'il en est bien ainsi: nous distinguerons les deux capacités d'adaptation, en montrant que la sensibilité dermatoptique produit des phases à longues périodes et ne joue aucun rôle dans la production des phases à courtes périodes que nous venons d'étudier (voir p. 142-143).

b) une croissance progressive en S de la concentration du stock de base de la substance photosensible.

Cette interprétation des faits renforce notre hypothèse de la dualité des facteurs variables de l'impulsion motrice: elle donne un corps, c'est-à-dire une base matérielle à chacun de ces deux facteurs.

En effet, d'une part, *l'action photokinétique est un phénomène essentiellement physico-chimique.* Comme elle dépend de la vitesse réelle de la décomposition de la substance S, son déterminisme tient tout entier dans la formule:

$$\frac{dt}{dx} = k_1 I (a - x) - k_2 x^2$$

dont tous les termes désignent des notions de physique ou de chimie physique.

D'autre part, la *capacité d'adaptation sensorielle est avant tout un facteur d'ordre physiologique.* Certes, la périodicité des phases dépend également de la rapidité de la destruction et de la recombinaison de la substance photosensible. Mais ces phénomènes n'ont un rôle adaptatif que grâce à l'existence de deux faits d'ordre physiologique: le déclenchement d'excitations, provoquant elles-mêmes des renversements du sens de la marche, qui a lieu chaque fois que la concentration des produits photolytiques atteint l'une ou l'autre de ses limites, l'inférieure ou la supérieure (*phénomènes de sensibilité*); et la formation nouvelle de substance photosensible (*phénomènes de métabolisme*).

Il est donc nécessaire de concevoir trois mécanismes et trois groupes distincts d'organes:

1° l'un qui a son siège dans les cellules photosensorielles et dans des centres sensitifs et moteurs de l'animal, et qui déclenche des mouvements de nage toujours positifs;

2° le second qui a son siège à la fois dans ces cellules et dans d'autres centres sensitifs et moteurs, et qui déclenche le retournement complet de l'animal toutes les fois que les milieux internes des cellules sensorielles se trouvent dans certains états;

3° le dernier qui a son siège dans les cellules photosensorielles, dans une troisième partie indéterminée du système nerveux et peut-être aussi dans des organes intéressés au métabolisme de l'animal, et qui fournit les masses photosensibles nécessaires à l'adaptation.

Le jeu du premier mécanisme conditionne le facteur action photokinétique; le jeu des deux autres, le facteur capacité d'adaptation sensorielle.

Nous verrons d'ailleurs par la suite que l'on doit distinguer ces deux facteurs à un autre point de vue encore.

*
* *

L'existence de processus d'adaptation sensorielle d'ordre physiologique, indépendants des processus physico-chimiques de l'excitation phototique nous conduit à une dernière remarque.

On sait combien est restée obscure la question de l'action des « agents sensibilisateurs » sur le phototropisme des animaux (voir 1re partie, ch. III, p. 48). Il est impossible, rappelons-le avec Rose, de faire dépendre l'effet spécial des substances chimiques de leur fonction chimique ou de leur structure moléculaire.

Nous croyons maintenant apercevoir une des raisons de l'irrationnalité apparente que présentent les résultats des tentatives qui ont été faites pour étudier le rôle des agents sensibilisateurs: c'est que ces substances agissent non pas directement sur les processus physico-chimiques relativements simples de l'excitation, mais indirectement sur ceux-ci, c'est-à-dire qu'elles ne les atteignent qu'en agissant d'abord sur les processus physiologiques de l'adaptation, processus certainement beaucoup plus compliqués et encore totalement inconnus.

On sait en effet que les agents qui sensibilisent « positivement » les animaux augmentent le temps pendant lequel ils supportent la lumière. C'est ainsi, par exemple, que Loeb a montré dès 1906 (12) que les Daphnies, qui fuient normalement les radiations ultra-violettes ou la lumière

(12) Loeb, *Ueber die Erregung von positiven Heliotropismus,* etc..., *Pflüger's Archiv*, 1906.

blanche très intense, sont rendues fortement « positives » vis-à-vis de ces lumières, c'est-à-dire les supportent longtemps, quand on acidifie l'eau dans laquelle elles nagent avec du gaz carbonique ou de l'acide acétique, ou encore quand on alcoolise cette eau.

Or, d'après nos analyses, la durée des phases positives dépend de la concentration *a* du stock de base de la substance photosensible. Il est donc bien probable que *les agents sensibilisateurs accélèrent la croissance physiologique (sécrétion ou néo-formation) des masses photosensibles.*

Mais nous ne connaissons pas du tout le mécanisme de cette action.

CHAPITRE III

LOIS DES DÉPLACEMENTS TROPISTIQUES DES DAPHNIES EN LUMIÈRES MONOCHROMATIQUES

Nous nous bornerons à étudier dans ce chapitre l'action des radiations du spectre visible pour l'Homme sur le phototropisme des Daphnies. Mais nous n'aurons pas de peine à montrer que ce que l'on sait de l'action des radiations « lumineuses » invisibles — en particulier de l'action des rayons ultra-violets — sur le phototropisme des Daphnies s'accorde parfaitement avec les résultats de nos propres recherches et ainsi les complète. Grâce à cette extrapolation, nous serons en état d'établir les principales lois du comportement des Daphnies dans l'ensemble du spectre, depuis les premières radiations rouges auxquelles ces animaux sont sensibles, jusqu'aux radiations ultra-violettes les plus courtes dont on ait étudié l'action sur eux.

§ 1. — Expériences faites avec un spectre prismatique

Une première série d'expériences faites en utilisant les radiations d'un spectre prismatique (1) nous a servi d'abord à analyser rapidement les réactions des Daphnies aux lumières colorées.

Ces expériences nous ont permis de montrer que l'impulsion globale d'une population de Daphnies exposée à l'action de lumières monochromatiques dépend des deux facteurs définis précédemment: l'action photokinétique

(1) Spectre obtenu par réfraction de la lumière blanche à travers un prisme.

(croissance continue du rouge au violet) et la capacité d'adaptation sensorielle des individus vis-à-vis des radiations (elle dépend ici à la fois de la longueur d'onde et de l'énergie des radiations du spectre prismatique employé).

Elles nous ont permis également de vérifier les résultats des expériences de P. Bert et de v. Hess sur la répartition des Daphnies dans un spectre prismatique (courbe de fréquence en cloche, avec un maximum dans le jaune-vert).

Nous ne nous étendrons pas davantage sur cette série d'expériences. Cet exposé ferait double emploi avec celui qui va suivre — et qui a beaucoup plus d'intérêt — sur les réactions des Daphnies en lumières monochromatiques d'égale énergie (2).

§ 2. — Expériences faites avec des radiations monochromatiques d'égale énergie

Les recherches faites à l'aide de spectres prismatiques ont nécessairement un caractère provisoire. Elles permettent de faire des analyses ou des vérifications rapides, mais ne peuvent donner la connaissance définitive des éléments des phénomènes que l'on étudie. C'est qu'en effet l'énergie est distribuée dans ces spectres de manière fort inégale, et l'action de chacune de leurs régions dépend à la fois de la longueur d'onde des radiations qui s'y trouvent et de leur énergie.

Si donc nous voulons dissocier l'action propre de la longueur d'onde des radiations de l'action de leur énergie, il faut que nous égalisions l'énergie de toutes les radiations que nous emploierons ; autrement dit, il faut que nous opérions avec des *radiations monochromatiques d'égale énergie*.

On mesure l'énergie totale d'une radiation avec une pile thermo-électrique dont les éléments ont été recouverts

(2) On pourra se reporter, si on le désire, à deux de nos publications antérieures sur ce sujet : G. Viaud, *Phototropisme des Daphnies en lumières monochromatiques, C. R. Soc. de Biol.*, 1935, et : *Phototropisme des Daphnies en lumières monochromatiques d'égale énergie, Ibid.*

d'une couche de noir de fumée, et d'un galvanomètre. L'intensité du courant de la pile est fonction de la quantité d'énergie absorbée par la pile et décelée par l'échauffement de celle-ci.

Il suffit donc, pour égaliser l'énergie totale de deux radiations d'amener à la même division de l'échelle de mesure le « spot » du galvanomètre, en illuminant successivement les éléments de la pile avec ces deux radiations et

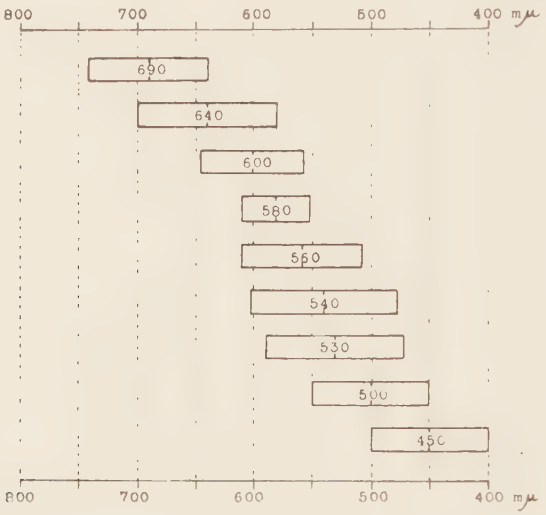


Fig. 23. — Caractéristiques des filtres employés.

en diminuant l'énergie de l'une ou de l'autre par l'interposition de verres absorbants neutres. C'est ainsi que nous avons procédé. Nos radiations étaient fournies par des filtres (solutions colorées de Nagel (3) et verres colorés) contrôlés au spectroscope, couvrant dans leur ensemble la plus grande partie de l'étendue du spectre visible (fig. 23).

(3) Les solutions de Nagel sont faciles à préparer et sont très suffisamment stables. On trouvera la manière de les préparer dans le mémoire de v. Frisch et Kupelwieser (*op. cit.*). Nous les avons employées avec des verres colorés, pour obtenir des bandes plus étroites. Ces dispositifs, très pratiques et fournissant des lumières assez intenses, étaient suffisamment précis pour l'usage que nous voulions en faire, c'est-à-dire l'analyse du comportement des Daphnies.

Nous avons pris, pour base d'égalisation de l'énergie, l'énergie des radiations les plus courtes dont nous disposions, car ce sont celles qui en transportaient le moins.

Déplacements et stabilisation du centre de gravité de populations de Daphnies dans des champs lumineux uniformes constitués par des radiations d'égale énergie

Cette série d'expériences est la réplique exacte de celle qui nous avait permis de suivre les déplacements du centre de gravité des populations de Daphnies exposées à de la lumière blanche (voir 3e partie, ch. 1er, p. 74).

Les résultats que nous obtenons avec des lumières colo-

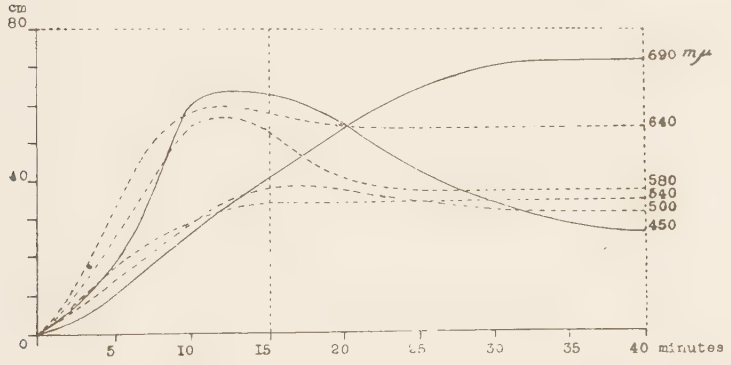


Fig. 24. — Déplacements et stabilisation du centre de gravité de populations de Daphnies dans diverses radiations spectrales d'égale énergie.

rées sont résumés par les courbes de la figure 24. Ces courbes sont très différentes de la courbe de Bessel: on n'y voit pas d'oscillations à courtes périodes, mais seulement de lentes ondulations au bout desquelles se stabilisent les populations.

Il est aisé d'interpréter ces courbes à l'aide des notions que nous avons précédemment définies:

1° l'allure de chaque courbe, dans sa première partie, c'est-à-dire jusqu'à sa partie asymptotique (stabilisation de la population) dépend à la fois de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des radiations monochromatiques et de l'action photokinétique de

ces radiations; sa pente indique l'impulsion motrice globale des populations dans chaque radiation;

2° la position de stabilisation du centre de gravité de la population dépend seulement de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle.

Représentation de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des radiations monochromatiques d'égale énergie

Puisque la distance de l'origine du déplacement du centre de gravité de sa position de stabilisation est, comme

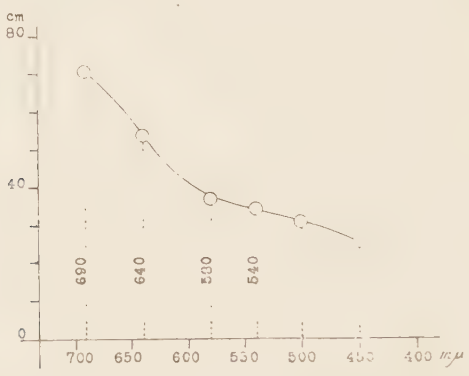


Fig. 25. — Courbe de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des radiations monochromatiques d'égale énergie. (Nous verrons plus loin, p. 143, que cette courbe représente, plus spécialement, les variations de la capacité d'adaptation de la *sensibilité dermatoptique* des Daphnies dans les diverses régions du spectre).

nous l'avons vu, une mesure de la capacité moyenne de l'adaptation sensorielle des populations, si nous portons en ordonnées ces distances pour les différents groupes de radiations employées, et en abscisses les longueurs d'onde de ces radiations, nous pourrons tracer une courbe symbolisant la capacité d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des radiations monochromatiques d'égale énergie (fig. 25).

Cette courbe montre que la capacité d'adaptation sensorielle des Daphnies *décroît continûment du rouge au violet.*

Vitesses des mouvements positifs et représentation de l'action photokinétique des radiations monochromatiques d'égale énergie

Nous reprenons ici les mesures des vitesses des mouvements positifs d'individus isolés. La courbe que nous obtenons avec des radiations d'égale énergie diffère sensiblement de celle de l'action photokinétique des radiations du spectre prismatique. Mais le phénomène reste essentiellement le même : nous observons *une croissance continue de l'action photokinétique du rouge au violet* (fig. 26).

Ainsi, d'une part, les deux facteurs principaux du phototropisme des Daphnies sont liés à la longueur d'onde des radiations par des lois relativement simples ; d'autre part, ces deux facteurs varient en sens inverse l'un de l'autre, comme nous l'avons déjà vu en étudiant les réactions des Daphnies à la lumière blanche. Autrement dit, plus l'action photokinétique d'une radiation est forte, moins l'animal supporte celle-ci.

Expériences faites avec deux lumières de longueurs d'onde différentes venant de directions opposées

Ces expériences sont destinées à évaluer le *pouvoir attractif relatif* de radiations monochromatiques *agissant simultanément*. Il s'agit de savoir quels sont le signe et l'intensité de l'impulsion motrice globale d'une population soumise à l'action simultanée de deux groupes de radiations spectrales venant de directions opposées.

D'après les notions déjà acquises, nous pouvons prévoir les résultats de l'expérience.

Une population de Daphnies se compose, comme nous l'avons vu, d'individus présentant des degrés très divers de capacité d'adaptation sensorielle vis-à-vis d'une lumière donnée. Supposons que la population soit suffisamment nombreuse et que les individus qui présentent chacun de ces degrés de capacité d'adaptation soient en nombre égal. Pour simplifier, envisageons quatre groupes de radiations, violettes, vertes, jaunes et rouges, et classons les individus

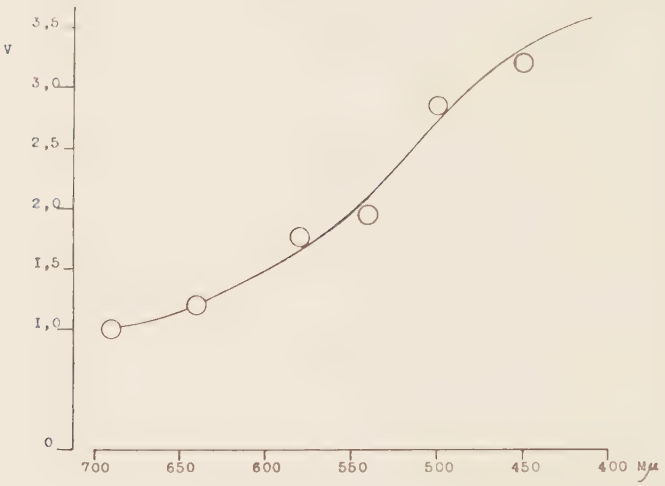


Fig. 26. — Courbe de l'action photokinétique des radiations monochromatiques d'égale énergie. (Nous verrons plus loin (4e partie) que cette courbe représente également les variations de l'intensité de l'action des diverses radiations spectrales sur le *sens dermatoptique* des Daphnies).

Influence de la longueur d'onde des radiations sur la vitesse des mouvements positifs

(Action photokinétique des radiations monochromatiques d'égale énergie)

	Longeurs d'onde					
	690	640	580	540	500	450 mμ
Vitesses	1	1,00	1,32	1,48	1,30	2,39
	1	1,15	1,50	1,67	2,15	2,63
	1	1,17	1,63	1,70	2,78	2,80
	1	1,18	1,71	1,76	3,00	3,06
	1	1,22	1,83	1,85	3,01	3,28
	1	1,25	1,87	2,05	3,30	3,61
	1	1,28	2,04	2,23	3,49	3,82
	1	1,35	2,27	2,88	3,80	4,00
Moyenne arithmétique...	1	1,20	1,77	1,95	2,85	3,20

d'après leur capacité d'adaptation vis-à-vis du violet. Nous aurons x individus pouvant supporter toutes les radiations jusqu'au violet, 2 x pouvant supporter toutes les radiations jusqu'au vert, 3 x jusqu'au jaune, 4 x, c'est-à-dire la population totale pouvant supporter le rouge. Supposons encore que dans chaque classe, la moitié des individus est capable de supporter pendant un certain temps les radiations plus réfrangibles que supportent indéfiniment les individus de la classe immédiatement supérieure.

Faisons agir simultanément deux groupes de radiations, le rouge et le violet par exemple. Que va faire la population? x individus seulement supportent le violet, x ne supportent que le rouge et, parmi les deux x qui restent, la moitié supporte assez bien le violet pendant quelque temps, l'autre moitié en est incapable. Les premiers x iront dans le violet, les seconds iront dans le rouge, les troisièmes iront dans le violet aussi longtemps qu'ils pourront en supporter les rayons, les quatrièmes iront dans le rouge; car *chaque Daphnie va toujours vers la lumière qui l'excite le plus* (*action photokinétique*) *aussi longtemps qu'elle peut la supporter* (*capacité d'adaptation*). Dans ce cas le centre de gravité de la population ne doit se déplacer ni vers le violet, ni vers le rouge; il doit rester immobile.

Faisons agir maintenant simultanément du rouge et du vert: 2 x individus iront dans le vert (ceux qui supportent indéfiniment le violet et le vert), $\frac{x}{2}$ — iront dans le vert (ceux qui supportent bien le jaune et moyennement le vert), $\frac{x}{2}$ — iront dans le rouge (ceux qui ne supportent que le jaune et le rouge) et x iront dans le rouge (ceux qui ne supportent que le rouge). Dans ce cas, le centre de gravité se déplacera vers le vert.

Si l'on fait agir du violet et du vert, le même phénomène se produira; $x + \frac{x}{2}$ dans le violet, $2\,x + \frac{x}{2}$ dans le vert.

Par conséquent, le centre de gravité se déplacera encore vers le vert.

Tout se passe donc comme si l'action photokinétique était une force attirant les Daphnies vers les radiations les plus réfrangibles, et la capacité d'adaptation sensorielle, une autre force les retenant dans les radiations les moins réfrangibles.

En d'autres termes, si des Daphnies sont soumises à l'action de deux groupes de radiations de longueurs d'onde différentes et provenant de directions opposées, celui des deux groupes qui doit avoir le pouvoir attractif le plus grand est celui pour lequel la différence des actions des facteurs *action photokinétique* et *capacité d'adaptation sensorielle,* qui se contrarient, est la plus petite.

Appelons P le pouvoir attractif relatif d'une radiation, C la capacité d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis de cette radiation, φ l'action photokinétique de cette radiation sur les Daphnies et k une constante; selon notre hypothèse, on doit théoriquement avoir:

$$P = \frac{k}{C - \varphi} \quad \text{ou} \quad P = \frac{k}{\varphi - C}$$

selon que C est plus grand que φ ou que φ est plus grand que C.

Le centre de gravité statistique de la population doit donc se déplacer du côté de la radiation pour laquelle $(C - \varphi)$ ou $(\varphi - C)$ est le plus petit et son déplacement dans ce sens doit être d'autant plus grand, en un temps donné, que la différence des valeurs de $(C - \varphi)$ ou $(\varphi - C)$ pour les radiations opposées est plus grande.

L'expérience justifie pleinement cette manière de voir:

1° Nous avons soumis à l'action simultanée de deux faisceaux cylindriques de radiations de longueurs d'onde différentes et d'énergie égale un certain nombre de populations de Daphnies. Nous nous sommes servi pour cela de notre tube en ⊥ (fig. 5). D'un côté pénétrait dans le tube le groupe de radiations servant de base de comparaison; de l'autre, le groupe de radiations à comparer au premier pour

déterminer son pouvoir attractif relatif vis-à-vis de celui-ci.

Nous avons fait trois séries de mesures en prenant pour bases de comparaison les radiations 690, 540 et 450 mμ et en opposant à ces radiations toutes les autres. La durée du

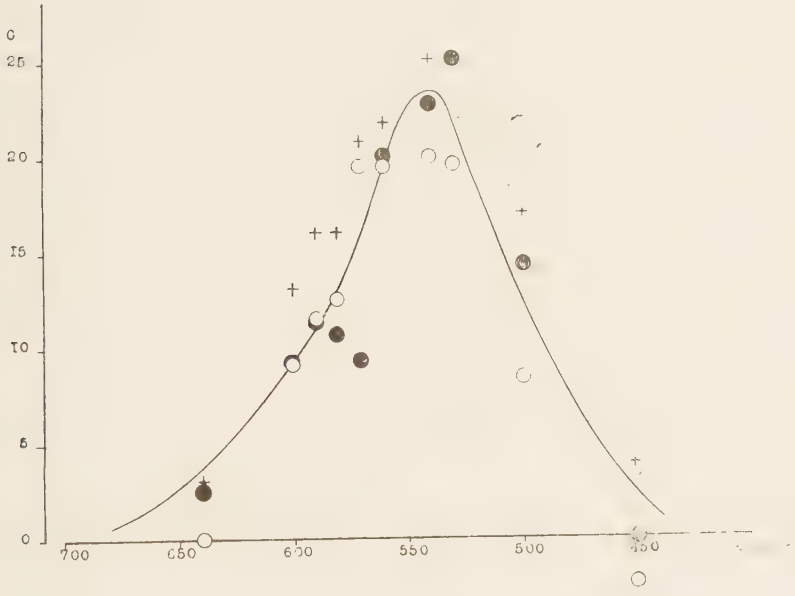


Fig. 27. — Courbe des pouvoirs attractifs relatifs des radiations monochromatiques d'égale énergie agissant simultanément.

O radiation de base : 640 mμ
● radiation de base : 450 mμ
+ radiation de base : 540 mμ

temps d'exposition était de 5 minutes. Toutes les populations étaient mises, avant l'exposition, pendant 10 minutes à l'obscurité, afin de les placer dans des conditions d'adaptation à peu près semblables.

Les résultats de ces observations sont résumés par la courbe de la figure 27. C'est une courbe en cloche avec un maximum variant entre 540 et 530 mμ. Ce sont les radia-

tions de ces longueurs d'onde qui ont le pouvoir attractif le plus grand (4).

2° C'est donc dans cette région que les expressions (C — φ) et (φ — C) doivent avoir leur valeur la plus faible. Cela étant, si nous voulons assembler sur un même graphique

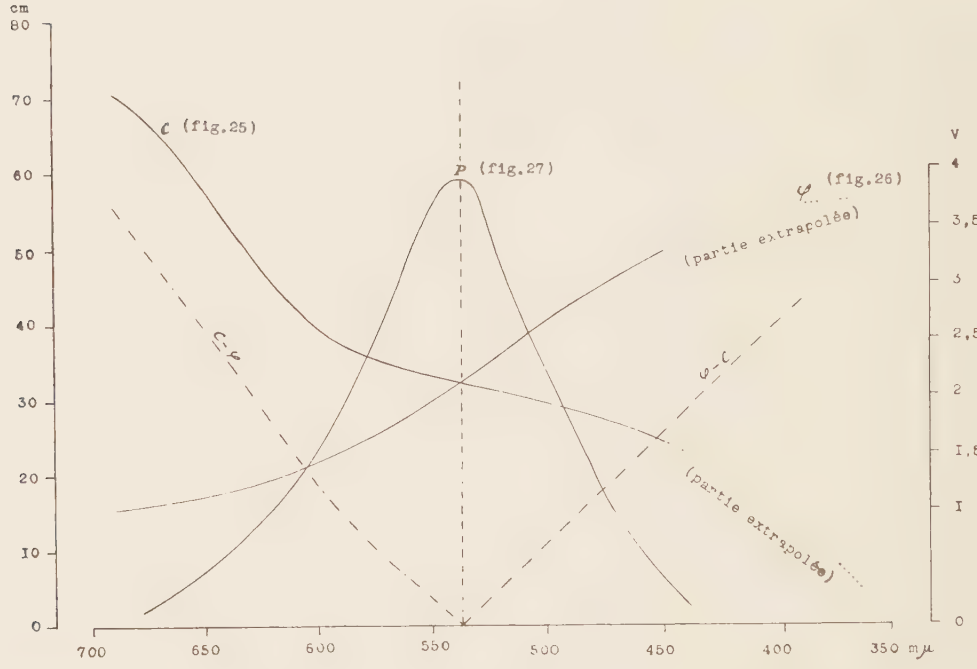


FIG. 28. — Représentation sur un même graphique de la capacité d'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des radiations monochromatiques d'égale énergie et de l'action photokinétique de ces radiations.

En ordonnées: *à gauche*, échelle des positions de stabilisation des populations dans le tube de 80 cm., pour la courbe de la capacité d'adaptation sensorielle; *à droite*, échelle des vitesses des mouvements positifs, pour la courbe de l'action photokinétique.

les courbes des deux facteurs C et φ en fonction de la longueur d'onde, il nous faudra choisir des unités pour C et

(4) Ces mesures ont porté, dans leur ensemble, sur près de 14.500 Daphnies. Voir à la page suivante le tableau qui reproduit les résultats de deux séries de mesures.

Pouvoirs attractifs relatifs de radiations monochromatiques agissant simultanément

1° *Radiation servant de base de comparaison:* 640 mμ

Radiations opposées	Position du centre de gravité	Nombre de Daphnies % dans la rad. de base	dans la rad. opposée
640 mμ	0	50	50
600	— 9,2	35	65
590	— 11,7	31	69
580	— 12,7	30	70
570	— 19,7	23	77
560	— 19,7	22	78
540	*— 20,2*	*20*	*80*
530	— 19,9	21	79
500	— 8,6	44	56
450	+ 2,3	57	43

2° *Radiation servant de base de comparaison:* 450 mμ

450	0	50	50
500	— 14,6	36	64
530	*— 25,4*	*14*	*86*
540	— 23,0	19	81
560	— 20,2	28	72
570	— 9,4	37	63
580	— 10,9	34	66
590	— 11,6	24	76
600	— 9,3	31	69
640	— 2,3	43	57

pour φ telles que ces deux courbes se coupent vers 540-530 mμ. La figure 28 montre cet assemblage des deux courbes.

Ce graphique a un intérêt : il permet de comparer directement l'importance relative des deux facteurs C et φ et leur action sur les déplacements des populations de Daphnies. Tous ces renseignements se trouvent dans la courbe représentant les variations des expressions (C — φ) et (φ — C) dans le spectre. Bref, ce graphique rassemble nos principales connaissances sur les mouvements des populations de Daphnies soumises à l'action des diverses radiations spectrales.

Actions du proche ultra-violet

Bien que nous n'ayons pas étudié expérimentalement les actions de l'ultra-violet sur les Daphnies, il nous sera facile de déduire des résultats des expériences d'autres auteurs, que le comportement des Daphnies, dans ces radiations, est de même nature que celui qu'elles présentent dans les radiations visibles.

1° J. Lubbock a montré le premier (1882) que les Daphnies sont très sensibles à l'ultra-violet et fuient ces radiations. Loeb en 1906 confirme les observations de Lubbock sur cette action de l'ultra-violet, et tous les auteurs qui s'occuperont par la suite de cette question feront de même : Moore (1912), v. Hess (1911 et 1920), Becher (1912), van Herwerden (1914), Koehler (1924), Merker (1931, 1932). Tous les auteurs allemands parlent de la « scheuchende Wirksamkeit » de l'ultra-violet sur les Daphnies. La plupart d'entre eux affirment que cet effet a son maximum vers 350 mμ. Moore déclare que les Daphnies (*D. pulex*) sont toutes négatives dans les radiations de longueur d'onde plus petite que 334 mμ et, qu'au fur et à mesure que l'on se rapproche des radiations violettes visibles, le nombre des individus qui peuvent devenir momentanément positifs augmente peu à peu.

Or, en extrapolant du côté des ondes courtes notre courbe de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle des

Daphnies vis-à-vis des radiations visibles, nous voyons qu'elle doit tomber à zéro quelque part vers 350 mμ. Il y a donc accord sur ce point entre nos observations et celles des auteurs qui ont étudié l'action de l'ultra-violet (fig. 28).

2° Nous n'avons malheureusement aucun renseignement précis que nous puissions utiliser pour montrer ce que doit être l'action photokinétique de l'ultra-violet sur les Daphnies. Il est extrêmement probable que cette action doit être encore plus grande que celle du violet. Certaines observations semblent le prouver (par exemple celles de ERHARD, en 1922, sur les *Cyclops*) (9).

§ 3. — CONSÉQUENCES

Les conséquences de tout cet ensemble d'expériences sont, pour les buts que nous nous sommes proposés, fort importantes. Nous les mettrons en évidence en reprenant nos courbes une à une et en les comparant avec les résultats obtenus par les auteurs qui ont étudié, soit la « sensibilité chromatique » des Daphnies, soit leur « sensibilité à la luminosité ».

1° Notre courbe de la capacité moyenne d'adaptation sensorielle reproduit assez exactement les résultats de v. FRISCH. Rappelons que v. FRISCH et KUPELWIESER avaient trouvé que les grandes ondes (rouge, jaune et vert, jusqu'à 515 mμ rendent les Daphnies positives, et que les ondes courtes (bleu-vert, bleu et violet) les rendent négatives. C'est aussi cette conclusion que nous pourrions tirer de nos propres expériences, *en forçant un peu les choses*.

Mais notre courbe concerne l'adaptation sensorielle, c'est-à-dire la manière dont les Daphnies supportent les couleurs, et non la manière dont elles les voient. De plus, cette courbe représente des variations continues et de

(5) ERHARD, *Zur Kenntniss des Lichtsinnes*, etc..., *Zool. Jahrb. Allg. Zool. und Physiol.*, 1922. — L'auteur montre, dans ce mémoire: 1° que les Copépodes sont plus « attirés » par le bleu que par le rouge; 2° que, soumis à l'action de deux sources de lumière, l'une riche et l'autre pauvre en U.-V., ils vont vers la lumière riche en U.-V., même si cette dernière est moins « lumineuse » que l'autre (à moins pourtant que la différence d'intensité lumineuse soit trop grande).

même sens d'un bout à l'autre du spectre. Il n'y a en somme que des différences de degré entre l'adaptation sensorielle des Daphnies vis-à-vis des grandes ondes et celle qu'elles manifestent vis-à-vis des ondes courtes.

Rien ne nous permet donc d'inférer qu'il existe une sensibilité chromatique chez les Daphnies.

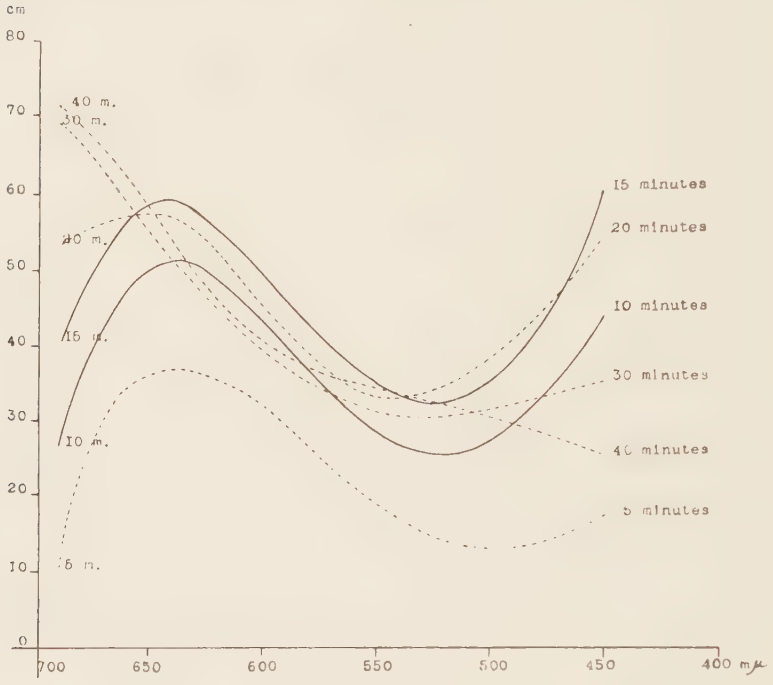


FIG. 29. — Courbes des positions des centres de gravité des populations de Daphnies dans les diverses radiations spectrales d'égale énergie après des temps d'exposition plus ou moins longs. — Les courbes en traits pleins sont analogues à celles d'EWALD.

2° La courbe d'EWALD, que nous avons reproduite plus haut (p. 34), présente au contraire deux maxima, l'un dans l'orangé, l'autre dans le violet, et par conséquent des variations de sens contraires. Nous nous laisserions plus facilement convaincre ici de l'existence de différences fondamentales dans le comportement des Daphnies vis-à-vis de différentes régions du spectre, et par conséquent de l'existence probable d'une sensibilité chromatique.

Mais nous retrouvons la même courbe également sur nos graphiques. En coupant les courbes des déplacements des centres de gravité de la figure 24, à la 10e ou à la 15e minute, suivant la perpendiculaire à l'axe des abscisses, nous obtenons les positions des centres de gravité des populations, dans les diverses régions du spectre, au bout de 10 ou de 15 minutes d'exposition. Et ces valeurs s'inscrivent, sur le graphique d'un spectre normal (6), en des points qui dessinent, à peu de chose près, la courbe d'Ewald (fig. 29).

La courbe d'Ewald représente donc assez exactement les grandeurs relatives de l'impulsion motrice globale des populations en lumières monochromatiques d'égale énergie.

Or, cette impulsion motrice est, nous l'avons vu, la résultante de deux facteurs. Et ces facteurs présentent chacun des variations continues et de même sens d'une bout à l'autre du spectre. La dissociation de ces deux facteurs nous montre donc les phénomènes sous un tout autre aspect que celui qu'a vu Ewald. Et, pour tout dire, rien ne nous permet, ici encore, de conclure à l'existence d'une sensibilité chromatique chez les Daphnies. Elle reste possible, mais l'étude de leurs réactions phototropiques ne peut la mettre en évidence.

3° La courbe en cloche, avec un maximum à 535 mμ (fig. 27), se superpose presque exactement à celle qu'avait publiée v. Hess, en 1919, sous le nom de courbe de luminosité des radiations spectrales pour les Daphnies, et qu'il avait retrouvée, à peu près identique à elle-même, en étudiant les réactions à la lumière de plus de cent espèces d'Invertébrés ou de Vertébrés inférieurs (voir p. 30).

Or, cette coïncidence est due en partie au hasard et en partie au fait que, dans certaines de ces expériences, v. Hess a étudié, avec des procédés quelque peu différents des nôtres, les mêmes phénomènes que ceux dont nous venons de donner les lois principales.

Expliquons-nous. Montrons d'abord comment cette coïncidence est due au hasard. La plupart des expériences de

(6) Sur le graphique d'un spectre normal, les longueurs d'onde sont portées, en abscisses, à des distances proportionnelles à leur grandeur.

v. Hess ont porté sur des *réactions oculaires* (réactions optomotrices, réflexes pupillaires) et sur des *réactions perceptives* (recherche d'aliments dans les lumières spectrales). C'est ainsi, par exemple, que ses observations sur les « Erhellungsreaktionen » et les « Verdunkelungsreaktionen » des Daphnies sont en réalité des expériences faites sur des réactions optomotrices, puisque, comme nous l'avons montré plus haut (p. 40, 41), en rappelant les travaux de Radl, d'Ewald et de v. Hess lui-même, dans les processus d'orientation des Daphnies, le corps suit l'œil, ou plus précisément, les mouvements d'orientation du corps dépendent des mouvements de l'œil.

Or, il est indubitable que les réactions optomotrices sont, tout comme les réflexes pupillaires, sous la dépendance étroite des excitations rétiniennes, et, par conséquent, elles doivent nous renseigner sur la sensibilité de l'œil *à la luminosité* des diverses radiations spectrales.

Quand donc v. Hess nous affirme que l'œil composé des Daphnies est beaucoup plus sensible aux radiations vert-jaunes qu'à toutes les autres, nous devons le croire. D'autant plus que Erhard, en 1913, étudiant les réactions optomotrices d'un Cladocère d'un genre voisin, *Simocephalus*, a trouvé des résultats analogues (7) et que, plus récemment, Schlieper, en 1926 et 1927, a encore obtenu la même courbe de luminosité chez une Crevette, l'*Hippolytes varians*, en mesurant la rapidité des mouvements d'orientation de ses yeux pédonculés (8). Nous verrons d'ailleurs plus loin une nouvelle preuve, tirée de nos expériences, de la vérité des affirmations de v. Hess sur ce point.

Mais si v. Hess a raison de considérer sa courbe comme la représentation des variations de la sensibilité visuelle

(7) Erhard, *Beitrag zur Kenntniss des Lichtsinnes der Daphniden*, *Biol. Centralbl.*, 1913.

(8) Schlieper, *Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen*, *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1927. Voir aussi : Buddenbrock, *Einige Bemerkungen*, etc..., *Zoolog. Anzeig.*, 1929. v. Buddenbrock soutient la même opinion que nous quant à la valeur des expériences de v. Hess sur les réactions optomotrices, mais ne fait pas la distinction que nous allons établir entre les réactions motrices de l'œil et les réactions locomotrices de l'organisme entier. C'est pourquoi il considère que *toutes* les expériences de v. Hess doivent être interprétées de la même manière (luminosité).

des Daphnies dans le spectre lorsqu'il l'établit à l'aide de mesures faites sur des réactions optomotrices, il a par contre tort de penser que, parce qu'il retrouve la même courbe, ou plutôt une courbe presque identique en étudiant les réactions phototropiques des Daphnies, cette courbe doive représenter également la sensibilité visuelle de ces animaux.

En effet, nous avons montré que les réactions phototropiques des Daphnies obéissent à des lois totalement différentes de celles de la sensibilité visuelle et que le comportement très particulier des Daphnies vis-à-vis de deux lumières qui les excitent simultanément peut être fort bien expliqué à l'aide des notions que nous avions dégagées de l'étude du comportement des mêmes animaux dans des champs lumineux homogènes.

Objectera-t-on qu'une explication ne constitue pas une preuve? Mais comment croire que les réactions tropistiques des Daphnies obéissent à certaines lois quand on fait agir sur elles des radiations homogènes et à d'autres lois quand on les expose à l'action simultanée de deux de ces radiations venant de directions opposées? Comment supposer que la sensibilité visuelle qui ne semble jouer aucun rôle dans les déplacements ou la stabilisation des populations de Daphnies soumises à l'action successive de divers groupes de radiations monochromatiques, joue tout à coup un rôle, non point seulement important, mais essentiel, dans les déplacements des mêmes populations soumises à l'action simultanée des mêmes groupes de radiations opposées deux à deux?

Nous pensons donc qu'il n'y a qu'une coïncidence due au hasard entre les résultats obtenus par v. Hess dans ses expériences sur les réactions optomotrices et les résultats des expériences faites par cet auteur et par nous-même sur certaines réactions phototropiques des Daphnies.

Au contraire, il est évident que l'étude des pouvoirs attractifs relatifs des radiations spectrales venant de directions opposées, menée par les procédés de v. Hess (Voir première partie, chapitre III, p. 30) et l'étude des pouvoirs attractifs des mêmes radiations, dans les mêmes

conditions, menée par nos procédés, devaient conduire aux mêmes résultats. La coïncidence ici ne doit plus rien au hasard. Elle tient à l'identité des phénomènes étudiés.

Nous sommes donc amenés à distinguer deux grands groupes de réactions motrices des animaux à la lumière, correspondant à deux espèces de sensibilité :

1° *Les réactions locomotrices du phototropisme*, réactions de l'organisme entier, dépendant d'un certain mode de sensibilité à la lumière dont nous avons donné les lois principales ;

2° *Les réactions motrices de segments isolés*, comme les réflexes pupillaires ou les réactions optomotrices, réactions dépendant de la sensibilité visuelle, sensibilité dont les lois nous sont connues par ailleurs par l'étude des réactions perceptives des animaux.

C'est la confusion de ces deux groupes de réactions qui a empêché jusqu'ici la distinction nette des deux espèces de sensibilité.

Ainsi s'expliquent les erreurs de v. Frisch et de v. Hess. Ils sont partis l'un et l'autre de postulats « anthropomomorphiques » : le premier, de ce postulat que les lumières qui ont le plus d'action sur la rétine dans l'acte visuel, ont nécessairement le plus d'action sur les organes récepteurs dont l'excitation détermine les réactions tropistiques ; l'autre, de cette idée que ces réactions, si elles présentent une dépendance constante vis-à-vis de la longueur d'onde des radiations, nous donnent la preuve d'une sensibilité chromatique.

L'un et l'autre ont fait comme si *toutes* les réactions motrices déclenchées par l'excitation photique (les réactions tropistiques comme les autres) dépendaient de l'intensité ou de la qualité de sensations visuelles. Mais ce qui est la règle chez l'Homme ne l'est pas nécessairement chez les animaux.

C'est une simple coïncidence fortuite qui a fait croire à v. Hess que l'expérience confirmait son postulat. Nos recherches sur les comportements phototropiques des Daphnies montrent suffisamment que si l'analyse de ces comportements avait été faite préalablement, et sans idée

préconçue, les résultats des expériences de v. Hess eussent dû être interprétés autrement que cet auteur ne l'a fait.

De même, v. Frisch a certainement démontré par ailleurs, au moyen d'expériences très concluantes, qu'il existe chez de nombreux Invertébrés une sensibilité chromatique rudimentaire. Mais ces expériences portaient sur des *réactions perceptives* (reconnaissance des qualités chromatiques par les animaux) et non sur des réactions tropistiques. Or, celles-ci ne sont pas du tout de même nature que celles-là et dépendent, comme nous l'avons montré, du degré de l'intensité de l'excitation, qui est plus grande dans le violet que dans le rouge (9).

En un mot, bien que le contraire puisse paraître vraisemblable à première vue, réactions phototropiques et réactions déclenchées par des impressions visuelles sont des phénomènes distincts; l'étude des unes ne peut pas conduire à la connaissance des propriétés caractéristiques des organes sensoriels dont l'excitation détermine les autres.

4° La courbe de l'action photokinétique des radiations spectrales reproduit les résultats de Loeb. Loeb avait parfaitement bien vu l'un et l'autre des deux caractères principaux des réactions tropistiques: leur caractère impérieux, « mécanique » ou « photochimique », comme il disait, et leur caractère d'être des réactions de l'organisme entier, distinctes par là même des réflexes élémentaires de toute espèce.

Qu'il ait été conduit à ces idées par sa métaphysique matérialiste et qu'il ait échafaudé, au sujet du tropisme, une théorie mécaniste très contestable, cela nous importe peu pour l'instant. Retenons seulement qu'il vit très clairement que la véritable influence des radiations monochromatiques sur les réactions phototropiques est très différente de l'action des mêmes radiations sur les réactions motrices dépendant de la fonction visuelle.

(9) Hamilton W.-F. a cru pouvoir se servir d'un dispositif analogue à celui de v. Hess (radiations monochromatiques venant de directions opposées) pour étudier la « vision des couleurs » chez les animaux inférieurs. Il est à peine besoin de dire que cette méthode de Hamilton est, à notre avis, sans valeur. (Hamilton, *A direct method of testing color vision in lower animals, Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.*, 1922).

§ 4. — Etude des mouvements d'individus isolés soumis a l'action de lumières monochromatiques d'égale énergie

Nous avons signalé plus haut que les déplacements des centres de gravité des populations de Daphnies dans des champs uniformes de lumière blanche et dans des champs uniformes de lumières monochromatiques présentent une allure très différente: en lumière blanche, la courbe décrite par le centre de gravité ressemble à une courbe de Bessel; en lumières colorées, on n'observe point d'oscillations amorties à périodes relativement courtes, mais des oscillations lentes, à longues périodes, variant suivant les radiations employées.

Il doit y avoir une cause à cela. Pour la connaître, il n'est que d'observer et d'analyser les mouvements d'individus isolés soumis aux radiations spectrales d'égale énergie dont nous nous sommes servi pour nos expériences sur des populations entières. De cette manière, nous arriverons certainement à nous faire une idée du déterminisme individuel des déplacements d'ensemble des Daphnies dans les lumières colorées.

Les graphiques obtenus au moyen du cylindre enregistreur (fig. 30) nous apprennent les faits suivants:

1° Dans les radiations les moins réfrangibles, on voit que la Daphnie part vers la lumière dès le début de l'expérience, avec une vitesse assez faible, à cause de l'action photokinétique faible des radiations rouges: puis qu'elle reste à l'extrémité du tube de verre, du côté de la lumière, en décrivant quelques allées et venues périodiques de faible amplitude, et ces phénomènes se poursuivent presque indéfiniment.

2° Dans les radiations moyennes, vers 540-530 mμ, la même Daphnie ne part vers la lumière qu'au bout d'un certain temps après le début de l'expérience, va vers la lumière avec une vitesse plus grande que dans les radiations rouges (action photokinétique plus forte); puis décrit à partir de l'extrémité éclairée du tube une série d'oscilla-

tions périodiques plus ou moins régulières et d'assez grande amplitude.

3° Dans les radiations les plus réfrangibles, la Daphnie

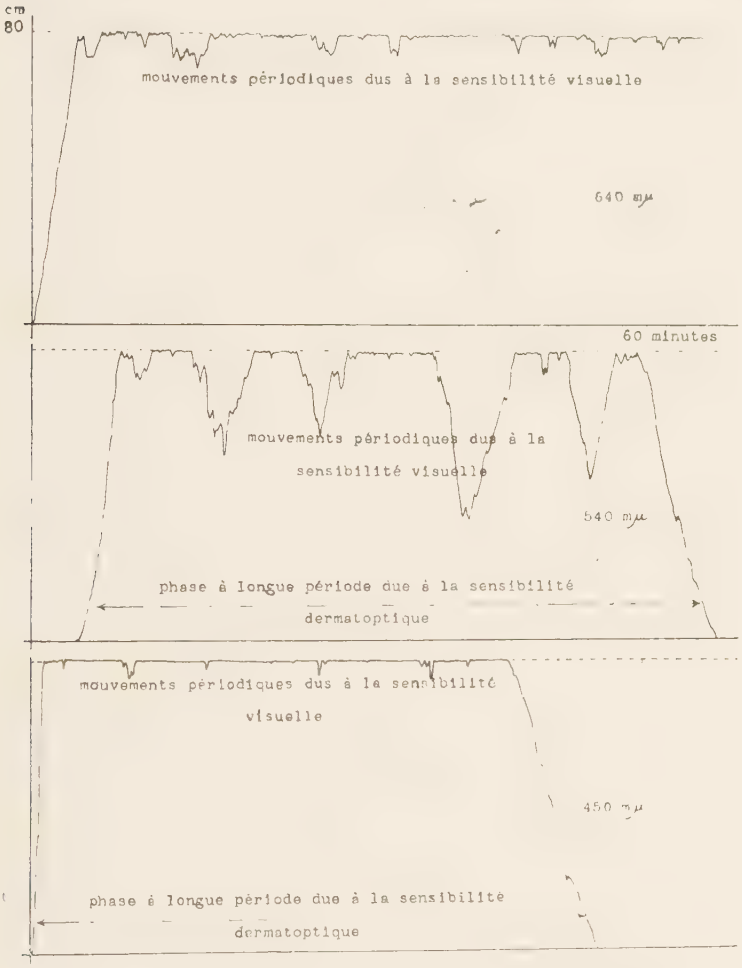


FIG. 30. — Graphiques des déplacements de la même Daphnie dans trois radiations spectrales d'égale énergie.

part immédiatement vers la lumière avec une grande vitesse (action photokinétique très forte), reste au bout éclairé du tube pendant un temps assez long, variable sui-

vant les individus, et pendant tout ce temps décrit des allées et venues de très faible amplitude, à intervalles plus ou moins réguliers.

Ces faits sont significatifs. Une première constatation s'impose à nous tout d'abord: l'amplitude des allées et venues périodiques croît depuis les radiations les moins réfrangibles jusque vers 540-530 mμ et décroît ensuite jusqu'aux radiations les plus réfrangibles. D'après ce que nous avons dit plus haut (troisième partie, chapitre II), ce fait ne peut avoir qu'une signification: l'œil composé des Daphnies supporte moins bien, ou moins longtemps, les radiations vert-jaunes que celles de n'importe quelle autre région du spectre. Autrement dit, sa sensibilité est à son maximum dans le vert-jaune.

Ces faits rejoignent les observations de v. Hess sur les réactions optomotrices et les processus d'orientation des Daphnies et les confirment.

Les allées et venues périodiques des Daphnies dans les radiations monochromatiques sont donc dues exclusivement à la sensibilité visuelle. Elles dépendent de la capacité d'adaptation sensorielle de leur œil composé.

Comme elles sont presque inexistantes dans les régions extrêmes du spectre visible, et comme elles sont loin d'avoir la régularité et l'amplitude de celles que nous observons en lumière blanche, même dans la région où l'œil se montre le plus sensible (tout au moins avec les lumières monochromatiques que nous avons employées, qui avaient une énergie notablement plus faible que celle de notre lumière blanche), on comprend aisément maintenant comment il se fait que les courbes des déplacements du centre de gravité des populations ne présentent pas d'oscillations marquées: les phases positives et négatives individuelles disparaissent ici à peu près complètement dans les mouvements de la masse.

Mais d'où viennent alors les lentes ondulations que décrit le centre de gravité des populations dans les radiations spectrales? Retournons à nos graphiques:

1° Dans les radiations les moins réfrangibles les Daphnies semblent supporter indéfiniment la lumière,

Voilà pourquoi les populations se stabilisent dans le tube près de l'extrémité éclairée.

2° Dans les radiations les plus réfrangibles, les Daphnies supportent la lumière un certain temps, plus ou moins long suivant les individus, puis finissent par revenir en arrière pour repartir ensuite dans le sens positif. Autrement dit, on observe ici des phases positives et négatives à très longues périodes, que l'on ne peut évidemment attribuer à la sensibilité visuelle des Daphnies, très faible dans cette région du spectre. Et ce sont ces phases à longues périodes qui produisent les lentes ondulations du centre de gravité de la population et, finalement, grâce à leur annihilation réciproque, sa stabilisation en un point éloigné du bout de tube tourné vers la lumière.

3° Dans les radiations moyennes, vers 530 mμ, ces phases à longues périodes se distinguent mal des phases à courtes périodes auxquelles elles sont mêlées. Néanmoins elles se font encore remarquer, car elles diminuent ou augmentent progressivement l'amplitude des phases à courtes périodes.

Et maintenant à quel mode de sensibilité faut-il attribuer les phases à longue période? Nous le montrerons dans les pages qui suivront, mais on l'a sans doute déjà deviné: ce ne peut être qu'à la *sensibilité dermatoptique*.

Nous aboutissons ainsi à la *distinction de deux sortes de capacité d'adaptation sensorielle, celle de l'œil composé qui a son minimum dans le vert-jaune, et celle de la sensibilité dermatoptique, qui a le sien dans les radiations les plus réfrangibles.*

La courbe de la figure 25 représente à peu de chose près les variations de la capacité d'adaptation de la sensibilité dermatoptique dans les diverses régions du spectre.

*
* *

Nous pouvons maintenant résumer les principaux résultats des recherches exposées dans ce chapitre:

1° L'exposition des Daphnies aux lumières colorées donne lieu à des réactions d'ensemble sensiblement diffé-

rentes de celles que nous avions observées en lumière blanche. Le centre de gravité des populations ne décrit pas des courbes de Bessel, mais de longues ondulations dont la durée et l'amplitude varient pour chaque radiation. Cependant, dans tous les cas, la population se stabilise en une position d'équilibre au bout d'un temps plus ou moins long.

2° Si les phénomènes d'ensemble présentent des aspects sensiblement différents en lumières monochromatiques et en lumière blanche, les facteurs internes, ou les composantes de ces phénomènes, sont exactement les mêmes et les lois générales auxquelles ils obéissent sont également les mêmes :

a) Il y a une croissance continue de l'*action photokinétique* du rouge au violet et probablement au proche ultraviolet ;

b) Il y a une décroissance continue de la *capacité d'adaptation sensorielle* du rouge au violet et au proche ultraviolet.

Ainsi, plus l'action photokinétique d'une radiation est forte, moins l'animal la supporte.

3° Il y a, dans le spectre, un groupe de radiations qui jouit de propriétés singulières quant à son influence sur les réactions des Daphnies. Ce sont les radiations vert-jaunes, vers 530 mμ :

a) Ces radiations montrent un plus fort pouvoir attractif que toutes les autres quand on soumet des populations de Daphnies à l'action simultanée de deux groupes de radiations. Ce fait est tout simplement dû à ce qu'elles occupent à peu près le milieu du spectre « phototropique » des Daphnies, c'est-à-dire le milieu de l'ensemble des radiations qui produisent leurs impulsions tropistiques ;

b) Ces radiations sont également celles qui excitent au maximum les récepteurs de la fonction visuelle des Daphnies.

Il n'y a cependant qu'une coïncidence fortuite dans le fait que la sensibilité visuelle et le pouvoir attractif relatif des radiations agissant simultanément ont leurs maxima dans la même région du spectre.

4° Il est impossible de déceler une sensibilité chromatique chez les Daphnies par l'étude de leurs impulsions tropistiques ou de leurs équilibres statistiques. Nous n'avons par ailleurs aucune preuve de l'existence d'une telle sensibilité chez ces animaux.

5° L'étude des déplacements des individus isolés permet de distinguer des phases positives et négatives dues à la sensibilité visuelle et des phases dues à la sensibilité dermatoptique, et de vérifier ainsi que la sensibilité maxima des organes visuels des Daphnies se trouve dans le jaune-vert.

6° Les contradictions des auteurs qui se sont occupé de la question de la sensibilité chromatique chez les Daphnies et qui ont affirmé ou nié l'existence de cette sensibilité se résolvent pour ainsi dire d'elles-mêmes au cours de l'exposé de nos recherches, grâce à l'emploi de conceptions générales qui réussissent à interpréter tous les faits observés.

7° Ces conceptions générales, que nous avons tirées de l'analyse du comportement des Daphnies en lumière blanche, reçoivent ainsi l'appui d'un nombre considérable d'expériences, faites par plusieurs auteurs qui travaillaient indépendamment les uns des autres.

8° Enfin, nous avons été amené à distinguer radicalement des réactions dépendant de la fonction visuelle les réactions phototropiques.

L'étude de ces réactions nous conduit à admettre l'existence d'une nouvelle fonction, qui fera l'objet de la quatrième partie de l'exposé de nos recherches.

QUATRIÈME PARTIE

LA FONCTION PHOTOTROPIQUE ET SON ORGANE RÉCEPTEUR

QUATRIÈME PARTIE

LA FONCTION PHOTOTROPIQUE ET SON ORGANE RÉCEPTEUR

§ 1. — La notion de fonction phototropique

Des trois facteurs internes de l'impulsion motrice que nous avons distingués (p. 89), deux sont propres aux réactions phototropiques et suffisent à les caractériser : ce sont le signe primaire positif et l'action photokinétique. Le troisième, ou capacité d'adaptation sensorielle (de l'œil et du sens dermatoptique), est un facteur commun à toutes les réactions sensori-motrices déclenchées par des excitations photiques (1).

L'action photokinétique est toujours liée à l'existence du signe primaire positif, comme nos expériences l'ont montré. Le jeu simultané de ces deux facteurs produit ce que nous avons appelé des *mouvements de locomotion dirigés vers la lumière* ou encore des *impulsions motrices positives*. C'est-à-dire que l'animal, plongé dans un flux lumineux, a tendance à réagir immédiatement en se tournant vers la lumière et en nageant d'une manière plus ou moins active dans cette direction. Si, dans bien des cas, cette tendance reste virtuelle, autrement dit si la réaction positive cesse presque aussitôt qu'elle commence, c'est que des réflexes inhibiteurs l'empêchent de se manifester. Nous savons d'ailleurs dans quelles circonstances ces réflexes se produisent : c'est quand l'animal ne peut pas supporter l'excitation lumineuse de face.

(1) D'ailleurs le facteur capacité d'adaptation sensorielle n'a pas d'autre rôle que celui de régler la durée des phases d'impulsion motrice positive.

Signe primaire positif et action photokinétique, facteurs producteurs des mouvements de locomotion positifs, sont par là-même les facteurs essentiels du comportement phototropique.

Nous appellerons *fonction phototropique* (2) l'activité spéciale de l'ensemble fonctionnel d'organes qui produisent ces réactions locomotrices dirigées: organes récepteurs, nerfs afférents, centres sensitifs et moteurs inférieurs, organes locomoteurs.

Les réactions dues à cette fonction se distinguent des réactions dépendant de la photoréception visuelle tant au point de vue sensoriel qu'au point de vue moteur. Reprenons les différences que nous avons aperçues entre ces deux groupes de réactions:

1° Au point de vue sensoriel: tandis que la fonction phototropique a son maximum d'activité dans la région des radiations les plus réfrangibles du spectre, la sensibilité visuelle trouve le sien dans la région moyenne du spectre, entre 520 et 550 mμ environ, suivant les espèces.

2° Au point de vue moteur, les différences ne sont pas moins nettes: tandis que le caractère moteur essentiel de la fonction phototropique est la production de réactions impulsives locomotrices de l'organisme entier, la fonction visuelle n'engendre, en fait de réactions automatiques que des mouvements réflexes d'organes ou de segments isolés (réactions optomotrices, réflexe pupillaire, rétraction d'un membre, etc...). Les seules réactions de l'organisme entier qui dépendent de la fonction visuelle ne sont pas des réactions primaires de l'organisme; elles impliquent des processus associatifs ou psychiques; ce sont des réactions perceptives; elles ne peuvent être confondues avec les impulsions tropistiques à cause de cela.

De l'ensemble fonctionnel d'organes intéressés à la fonction phototropique, nous ne connaissons exactement que les organes locomoteurs. C'est ce qui arrive souvent au début

(2) Il serait peut-être plus juste de dire: *fonction phototropokinétique*; car il s'agit d'une fonction qui se manifeste par des réactions comprenant à la fois une orientation grossière (pivotements) et des processus locomoteurs. Mais nous hésitons à créer un néologisme en ce domaine où les termes scientifiques spéciaux, forgés par chaque auteur, ne manquent déjà pas.

de l'étude d'une fonction sensori-motrice quelconque: on réussit à l'isoler dans un comportement avant de la localiser dans ses organes. C'est cependant cette dernière détermination qui forme le couronnement de la recherche physiologique et qui donne la preuve définitive de l'existence de la fonction.

Quand il s'agit d'une fonction sensori-motrice, en particulier, ce qui importe tout d'abord, c'est d'identifier ses organes récepteurs spéciaux.

§ 2. — La fonction phototropique et son organe récepteur

On ne peut s'arrêter longtemps à cette idée que l'organe récepteur de la fonction phototropique puisse être l'ensemble des tissus du corps de la Daphnie. Certes, toute cellule non spécialisée pour la photoréception arrête peu ou prou les radiations lumineuses auxquelles on l'expose et absorbe une part plus ou moins grande de leur énergie. Mais elle se comporte en cela comme un corps plus ou moins opaque qui transforme la lumière en chaleur. Or, deux arguments nous suffiront pour montrer que les récepteurs phototropiques ne se comportent pas de cette manière: le premier, c'est que l'action photokinétique croît du rouge au violet dans un spectre prismatique, dont les radiations rouges transportent cependant beaucoup plus d'énergie que les radiations violettes; le second, c'est que l'action photokinétique continue à croître du rouge au violet quand on égalise l'énergie de toutes les radiations spectrales.

L'organe récepteur de la fonction phototropique est donc bien nécessairement un organe sensoriel, c'est-à-dire un organe contenant dans ses cellules une substance photosensible, siège de réactions photochimiques, et particulièrement sensible aux rayons bleus et violets.

D'autre part, comme nous l'avons vu au chapitre précédent, cet oragne sensoriel ne peut être confondu avec l'organe de la vision.

En effet, en vertu de la loi de Grotthus-Draper (3), les

(3) Voir par exemple F. Vlès, *Action des agents physiques sur les organismes, in: Traité de Physiol. Roger et Binet,* t. I.

actions photochimiques sont liées à des phénomènes d'absorption des radiations. La sensibilité photochimique d'un corps varie dans le même sens que le coefficient d'absorption de ce corps. Elle est maxima pour les radiations où le coefficient d'absorption est à son maximum. C'est ainsi que l'on a prouvé, par exemple, que la courbe de la luminosité des radiations, pour les impressions visuelles coïncide à peu près avec la courbe de l'absorption des radiations par le pourpre rétinien, substance photosensible des cellules visuelles (4).

Cela étant, il devient évident que la substance photosensible dont la décomposition détermine les réactions locomotrices tropistiques et la substance photosensible de la fonction visuelle ne peuvent être identiques : n'ayant pas la même courbe de sensibilité, elles ne peuvent pas avoir non plus la même courbe d'absorption, donc la même composition chimique.

De plus, on comprend mal que deux substances photosensibles différentes puissent coexister dans les mêmes cellules sensorielles (5). Il est au contraire plus rationnel et conforme à l'ensemble des faits que nous connaissons sur cette question de supposer que ces deux substances appartiennent à deux sortes de cellules photoréceptrices, les unes propres à la fonction phototropique, les autres propres à la fonction visuelle.

Or, les Daphnies possèdent trois organes photorécepteurs : l'œil composé, l'œil nauplien, et le sens dermatoptique (6).

L'œil composé étant écarté, l'œil nauplien étant un organe vraisemblablement inutile, reste seule en ligne de

(4) S. Hecht (*op. cit.*, p. 299 à 303).

(5) Il nous semble en effet difficile de comprendre que la même cellule sensorielle puisse être le siège de deux excitations photiques de types différents qui déclencheraient dans la fibre nerveuse unique attenant à cette cellule deux sortes d'influx nerveux caractérisés par deux chronaxies différentes. La théorie de la vision des couleurs de Hering, qui supposait précisément l'existence de trois substances photosensibles dans chaque cellule rétinienne, tend à être remplacée aujourd'hui par la théorie de Young-Helmholtz qui suppose l'existence de trois sortes de cellules rétiniennes et de trois sortes de fibres nerveuses conductrices (cf. Hecht, *op. cit.*).

(6) Voir 1re partie, ch. II, p. 25.

compte la sensibilité dermatoptique. C'est elle qui, selon toutes probabilités, est l'organe récepteur de la fonction considérée.

Des expériences que nous avons déjà relatées (7) nous fourniront les preuves de cette attribution ainsi que des précisions importantes sur le rôle dévolu à chacun des organes sensoriels des Daphnies. Ce sont les expériences comparatives faites par H. Schulz avec des Daphnies aveuglées et des Daphnies normales soumises à l'action des mêmes radiations. Reprenons-les dans le détail:

1° *Daphnies à œil composé extirpé.* — Réactions phototropiques semblables, quant à leurs résultats finaux, à celles des Daphnies normales. Seule l'orientation axiale du corps par rapport aux flux lumineux disparaît.

2° *Daphnies à œil nauplien extirpé.* — Aucune différence avec les Daphnies normales. L'œil nauplien est donc bien un organe régressé, qui ne joue aucun rôle important dans les réactions de l'animal, ni au point de vue de la locomotion, ni au point de vue de l'orientation du corps.

3° *Daphnies à œil composé et œil nauplien extirpés* (c'est-à-dire réduites à la sensibilité dermatoptique). Mêmes processus locomoteurs dirigés vers la lumière que chez les Daphnies normales; perte des processus d'orientation axiale.

En particulier, notons que les Daphnies réduites à leur sens dermatoptique se rassemblent dans la région du vert et du jaune-vert d'un spectre prismatique et qu'elles fuient les radiations ultra-violettes (Scheuchende Wirkung) exactement comme les Daphnies normales (8).

(7) Voir 1re partie, ch. II, p. 42.

(8) H. Schulz contredit ici les affirmations de van Herwerden (1914). Cet auteur, qui n'avait d'ailleurs observé que *quatre* Daphnies aveuglées, prétendait que, exposées aux rayons ultra-violets, ces Daphnies ne réagissent pas du tout et nagent çà et là comme dans l'obscurité. Mais les expériences de Schulz sont plus précises que celles de van Herwerden et ont porté sur un nombre relativement grand d'individus aveuglés (98 à œil composé extirpé, 30 à œil nauplien extirpé, 85 sans yeux). E. Merker qui a repris en 1931 et 1932 la question de la sensibilité des Daphnies à l'ultra-violet, pense que les Daphnies perçoivent ces radiations à la fois par les yeux et par la peau. (Merker, *Sehen die Daphnien ultra-violettes Licht?, Zool. Jahrb. Physiol.*, 1931; et: *Die Sichtbarkeit ultra-violetten Lichtes, Naturwissench.*, 1932).

Ainsi, les expériences de H. Schulz confirment tout à fait les résultats de nos recherches. Nous pouvons donc admettre que *la sensibilité dermatoptique est bien l'organe récepteur de la fonction phototropique chez les Daphnies.*

Les mouvements de locomotion dirigée vers la lumière s'expliquent alors tout naturellement si nous supposons que :

1° quand la Daphnie reçoit la lumière par les téguments de son dos, un réflexe la fait tourner d'environ 180° autour de son axe antéro-postérieur, c'est-à-dire vers la lumière (*signe primaire positif*) ;

2° quand la Daphnie reçoit la lumière par les téguments de la partie ventrale de son corps, des mouvements de nage se produisent aussitôt et la portent vers la lumière (*action photokinétique*).

Cette hypothèse schématique, qui sans doute simplifie à l'extrême des mécanismes physiologiques très complexes, a surtout, à notre avis, le mérite de remplacer avantageusement la notion toujours un peu obscure de « tendance à produire des mouvements positifs » dont nous nous sommes servi jusqu'ici. Or, ainsi que dit Ribot en une page souvent citée, « la seule idée positive qu'on puisse se faire des tendances, c'est de les considérer comme des mouvements (ou arrêts de mouvements) réels ou à l'état naissant » (9). Autrement dit, c'est de les considérer comme des actions réflexes qui, suivant le cas, produisent librement tous leurs effets ou sont inhibées par d'autres réflexes

Schulz a fait sur la locomotion vers la lumière des Daphnies aveuglées quelques autres observations qui contiennent des indications précieuses : tandis que les Daphnies normales, dit-il, vont vers la lumière à peu près en ligne droite, les Daphnies aveuglées s'approchent de la lumière en « tâtonnant », c'est-à-dire par une suite de déplacements sinueux ou même de mouvements en spirale. Ce qui fait qu'elles mettent en moyenne deux fois plus de temps que les premières pour parcourir la même distance.

Ces faits n'ont rien d'étonnant : les Daphnies aveuglées ne possédant point d'organe sensoriel (œil composé) sus-

(9) Ribot, *Psychologie de l'attention*, p. 172 et 174, Alcan, 16e éd., 1924.

ceptible d'orienter leur corps avec précision, ne sont pas capables de faire face exactement à la source ou de se maintenir continuellement dans cette position. Elles dévient donc sans cesse de la route directe vers la lumière. Mais elles finissent cependant par arriver aux mêmes endroits que les Daphnies normales car: 1° des réactions de pivotement se produisent toutes les fois que la sensibilité dermatoptique de leur dos est suffisamment excitée par la lumière; 2° les mouvements de nage s'accélèrent à toutes les fois que les Daphnies font face directement à la lumière. C'est d'ailleurs bien ce qu'a observé SCHULZ: « Chaque fois que le côté ventral de l'animal, dans ses mouvements circulaires, se trouve fortuitement tourné vers la lumière, le battement des antennes devient plus fort et il y a progression momentanée vers la lumière » (p 537).

La Daphnie aveugle est donc en quelque sorte polarisée par sa sensibilité dermatoptique.

Chez la Daphnie normale, au contraire, les réactions optomotrices commandent l'orientation exacte du corps vis-à-vis du flux lumineux. La Daphnie normale ira donc à peu près en ligne droite vers la source, tant que l'état d'adaptation de ses cellules visuelles le lui permettra.

En résumé et en conclusion, la *Daphnie normale maintient, grâce à son œil composé, sa direction vers la lumière, quand sa sensibilité dermatoptique la fait se mouvoir vers celle-ci* (10).

(10) Le réflexe du pivotement vers la lumière ne peut se réaliser que s'il y a quelque asymétrie dans l'excitation du sens dermatoptique de la Daphnie ou dans les réactions motrices consécutives. En effet, un animal qui recevrait *exactement* les mêmes excitations de part et d'autre de son plan médian et dont les réponses motrices consécutives seraient *exactement* égales et symétriques par rapport à ce plan médian et s'équilibreraient, ne pourrait être amené à tourner sur lui-même: il continuerait son chemin en ligne droite, fuyant la lumière dans le sens de ses rayons, ou peut-être s'arrêterait, mais en tout cas ne pivoterait pas. Il doit donc exister quelque asymétrie — sensorielle ou motrice, peut-être sensorielle et motrice — et cette asymétrie doit pouvoir être prouvée par ce fait qu'un individu donné aura tendance à tourner toujours du même côté pour aller vers la lumière.

Nos observations ont montré qu'effectivement il existe chez toute Daphnie une tendance marquée à tourner soit vers la droite, soit vers la gauche pour aller vers la lumière. A cet égard, les individus se partagent en deux catégories, dont la plus nombreuse est certainement la première (Daphnies ayant tendance à tourner vers la droite). Nous avons observé en outre que les

§ 3. — Généralité de la liaison établie entre la fonction phototropique et la sensibilité dermatoptique

La liaison que nous venons d'indiquer, sur l'exemple des Daphnies entre la fonction phototropique et la sensibilité dermatoptique est certainement un fait d'ordre très général.

Il y a longtemps déjà que l'on a observé que la sensibilité dermatoptique joue un rôle très important dans les réactions phototropiques. Dès 1901, G.-H. Parker et F.-L. Burnett (11) montraient que les Planaires sans yeux réagissent à l'influence directrice de la lumière à peu près près de la même manière que celles qui ont des yeux. Manquat, en 1921 (12), vernissant les ocelles des larves de *Leucoma phaeorrhaea*, observe que leur phototropisme n'est pas affecté par cette opération et Lammert, en

mêmes tendances se manifestent dans les pivotements en sens négatif : une Daphnie qui tourne d'ordinaire à droite pour aller vers la lumière, a tendance à tourner aussi vers la droite pour aller à l'opposé de la source. Ceci semble indiquer que l'asymétrie est surtout motrice, car, ainsi que nous l'avons indiqué, ce ne sont pas en général les excitations des mêmes organes photorécepteurs qui produisent les deux sortes de réactions de pivotement : le pivotement en sens positif est dû à l'excitation du sens dermatoptique, le pivotement en sens négatif est dû le plus souvent à l'excitation de l'appareil visuel.

Le tableau suivant résume nos observations sur les pivotements des Daphnies :

	Pivotements			
	en sens positif		en sens négatif	
	vers la droite	vers la gauche	vers la droite	vers la gauche
Daphnies ayant tendance à tourner vers la droite ...	86 %	14 %	60 %	40 %
Daphnies ayant tendance à tourner vers la gauche ..	21 %	79 %	25 %	75 %

Nous devons l'idée de ces observations à M. le professeur de Beauchamp, que nous prions d'accepter nos bien sincères remerciements.

(11) Parker et Burnett, *The reactions of Planarians*, etc..., *Amer. Journ. Physiol.*, 1901.

(12) Manquat, *Sur le phototropisme de Leucoma phaeorrhaea*, *C. R. Ac. Sci.* Paris, 1921.

1925 (3), reprenant l'expérience de Manquat sur d'autres larves de Lépidoptères, fait remarquer que leurs réactions sont même plus constantes et plus régulières que celles des individus non aveuglés. Plus intéressantes encore sont les remarques de G.-H. Parker en 1922 (14) sur les rapports de l'image rétinienne d'une part et de la sensibilité dermatoptique de l'autre avec le phototropisme. Il note que, chez les Insectes, le phototropisme existe « à l'état pur » surtout chez les larves et que, chez les imagos, avec le développement de l'œil à facettes, il se forme une « immense superstructure » de réactions plus complexes qui viennent masquer le phototropisme primitif. Or, ajoute-t-il, on peut faire réapparaître celui-ci, même chez des animaux très élevés en organisation, en supprimant expérimentalement la fonction visuelle: une grenouille ne manifeste guère, à la lumière du jour, de réactions phototropiques, mais des réactions perceptives: elle saisit les petits insectes en mouvement autour d'elle et se guide d'après ses impressions visuelles. Mais quand on enlève à la grenouille la partie antérieure de la tête jusqu'en arrière des yeux, elle se comporte comme un animal purement phototropique; placée près de la fenêtre, elle fait face à la lumière et s'en approche par de petits bonds. Elle perçoit alors la lumière par la peau (15).

On trouverait ainsi, en cherchant dans la littérature, une foule d'autres cas susceptibles de montrer le rôle important ou même prépondérant de la sensibilité dermatoptique dans le phototropisme.

Mais il faudrait aller plus loin. Il y a, à notre avis, une liaison nécessaire entre la fonction phototropique et la

(13) Lammert, *Ueber Pigmentwanderung*, etc..., *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1925.

(14) Parker, *The relations of the retinal image to animal reactions, Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1922.

(15) « Les Grenouilles, les Crapauds se dirigent vers la lumière, à moins qu'elle ne soit trop intense, même lorsqu'ils ont été aveuglés; les réactions alors ne sont pas toutefois identiques à ce qu'elles ont été avant l'opération: un Crapaud auquel on a enlevé les deux cristallins suit, si on le place entre deux sources de lumière, la ligne médiane entre elles, tandis que, pourvu de ses deux yeux, il se dirige vers l'une ou vers l'autre ». (M. Goldsmith, *La Psychologie comparée*, p. 54-55).

sensibilité dermatoptique. Or, les expériences faites sur des animaux aveugles ou aveuglés soumis à l'influence de la lumière *blanche* peuvent bien nous prouver que la sensibilité dermatoptique joue un rôle important dans les réactions phototropiques, mais ne peuvent pas prouver qu'elle est *seule* à pouvoir provoquer ces réactions Il n'y a que les recherches portant sur des animaux aveugles ou aveuglés soumis à l'influence de lumières *monochromatiques* qui puissent nous montrer la liaison constante de ce mode de réception photique et de ce type de réactions.

En d'autres termes, pour rattacher définitivement et exclusivement la fonction phototropique à la sensibilité dermatoptique, il faudrait démontrer, d'une part que la sensibilité de l'organe récepteur de la fonction photokinétique croît toujours du rouge au violet et, d'autre part que les phénomènes phototropiques restent, chez les animaux aveuglés, essentiellement ce qu'ils sont chez les animaux oculés.

La première partie de cette démonstration est encore bien loin d'être achevée. On connaît très peu de cas d'expériences où l'on puisse distinguer nettement la fonction visuelle de la fonction photokinétique de la manière que nous avons indiquée.

Il en est à peu près de même pour la deuxième partie de la démonstration: bien que la notion de la sensibilité dermatoptique soit classique depuis longtemps, un nombre très restreint d'études systématiques lui ont été consacrées. Cependant le peu que nous sachions à son sujet me paraît être gros de signification.

Nous prendrons ici pour guide l'article déjà bien ancien de Willem (1891) qui est un bon exposé critique de l'état de la question à cette époque (16).

L'auteur nous apprend d'abord que l'on ne sait pas au juste quels sont les récepteurs de la sensibilité dermatoptique, si ce sont les cellules de l'épithélium superficiel, des terminaisons nerveuses périphériques ou des cellules pigmentaires répandues çà et là dans les téguments. En un

(16) Willem V., *Sur les perceptions dermatoptiques, Bull. Biol. France-Belgique*, 1891.

mot, en 1891, on ne savait pas si la sensibilité dermatoptique est la fonction sensorielle d'éléments nerveux spécialisés et différenciés, ou l'une des fonctions d'un sensorium cutané indifférencié.

Pareille incertitude existe encore aujourd'hui, si nous en croyons R. Hesse qui écrit vers 1929: « Ce serait trop s'avancer que de conclure à une fonction dermatoptique partout où il y a réaction à la lumière chez des animaux où l'on ne connaît pas de récepteurs différenciés. Ainsi, des recherches précises sur le Ver de terre ont permis de trouver des cellules en répartition diffuse, dans et sous la peau, lesquelles, d'après leur disposition et leur ressemblance avec les cellules visuelles des ocelles de *Naïs* ou des Sangsues, doivent être considérées comme des photorécepteurs. L'excitabilité à la lumière du Myriapode aveugle *Polydesmus* disparaît avec l'amputation des antennes, et H. Fuhrmanns (1922) croit pouvoir identifier un photorécepteur dans l'organe digitiforme des antennes qui possède des cellules sensorielles avec des bâtonnets en lisière. Probablement, dans beaucoup de cas, par exemple dans les siphons réagissant fortement à la lumière chez quelques Mollusques (*Psammobia, Ostrea, Venus*) on réussirait ainsi à donner la preuve de l'existence de photorécepteurs » (17).

R. Hesse est donc en partie du même avis que Willem: nous ne savons pas s'il faut attribuer la photoréception, chez les animaux qui n'ont pas d'yeux, à la peau ou à des cellules spécialisées répandues dans la peau. Mais il fait une distinction que ne faisait pas Willem: il entend réserver le terme sensibilité dermatoptique pour désigner la fonction photoréceptrice des téguments morphologiquement indifférenciés et il considère que les cellules photosensorielles répandues dans la peau sont des récepteurs du type visuel. Cette distinction nous paraît justifiée (18).

(17) R. Hesse, *Einfachste Photorecceptoren ohne Bilderzeugung*, etc..., (début de l'article), in: *Bethe's Handbuch der norm. und pathol. Physiol.*, 12ter Bd, 1te Hälfte, Photoreceptoren II.

(18) Il est évidemment difficile de dire où finit la sensibilité dermatoptique et où commence la sensibilité visuelle dans l'état actuel de nos connaissances. Il semble toutefois que, quand il existe des cellules photosensorielles morpho-

La dernière partie de l'article de WILLEM est consacrée à la « perception des couleurs par les téguments ». Elle est pour nous d'un grand intérêt.

L'auteur y fait un résumé critique des travaux de GRABER sur la sensibilité dermatoptique (19). Les recherches de GRABER ont porté d'abord sur le Lombric, la Blatte et le Triton aveuglés expérimentalement. Ces trois formes sont lucifuges (ou leucophobes) c'est-à-dire fuient la lumière du jour, même diffuse. Si l'on soumet ces animaux à l'action de lumières monochromatiques d'intensité sensiblement égale, on observe qu'ils recherchent toujours les ondes les plus longues et fuient les ondes les plus courtes. Inversement, les animaux leucophiles, c'est-à-dire qui supportent bien la lumière blanche et qui la recherchent, préfèrent les ondes courtes aux ondes longues.

Cette relation entre le caractère de leucophilie ou le caractère de leucophobie et la recherche du bleu ou celle du rouge est établie par GRABER *sur près de quarante espèces étudiées* (20).

GRABER en conclut que ces animaux ont un sentiment des couleurs (Farbengefühl) nettement distinct du sentiment de l'intensité lumineuse (Helligkeitsgefühl). Cette conclusion est plutôt inattendue, et WILLEM le souligne

logiquement différenciées, celles-ci possèdent une sensibilité du type proprement visuel. C'est ainsi, par exemple, que la Mye des sables possède sous la peau de ses siphons un nombre considérable de cellules photosensorielles piriformes (LIGHT V.-E., *Photoreceptors in Mya arenaria, with special reference to their distribution, structure and function, Journ. Morph. and Physiol.*, 49, 1930). Or S. HECHT donne, dans le mémoire que nous avons cité précédemment, une courbe de la sensibilité des récepteurs de la Mye aux diverses radiations spectrales : c'est une courbe en cloche, avec un maximum vers 500 mμ. Notons aussi que les réactions qui ont servi à établir cette courbe ne sont pas des réactions locomotrices de l'organisme entier, mais des réponses de segments isolés (rétractions des siphons). Ce fait s'accorde avec l'hypothèse que nous présentons ici touchant la liaison de ces deux types de réactions avec les deux modes de sensibilité à la lumière précités.

Nous adopterons donc la distinction de R. HESSE : nous réserverons le terme de sensibilité dermatoptique pour désigner la sensibilité à la lumière de téguments ne présentant pas de différenciation morphologique spéciale.

(19) V. GRABER, *Fundamentalversuche*, etc..., *Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wissench.*, Wien, 1883 ; et *Grundlinien*, etc..., Prag und Leipzig, 1884.

(20) WILLEM appelle la méthode de GRABER qui consiste à étudier les réactions locomotrices des animaux la « méthode photokinétique ».

fort justement. Il rappelle pour appuyer sa critique certains faits qui vont juste à l'encontre des idées de GRABER : « En effet, si pour un animal *leucophile*, le rouge est par *lui-même* une couleur désagréable (Unlustfarbe), un rouge vif doit provoquer chez lui une sensation plus pénible qu'un rouge sombre et l'on s'attend à lui voir préférer le second au premier. C'est cependant le contraire qu'on

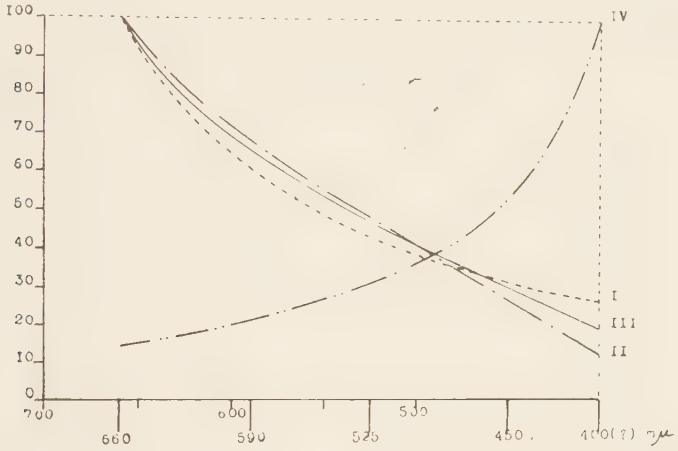


FIG. 31. — Courbes construites avec des données numériques fournies par GRABER.

En ordonnées : nombres indiquant la fréquence des animaux dans chaque radiation. En abscisses : les radiations employées.

I. Lombric
II. Blatte } animaux « leucophobes »
III. Triton
IV. Abeille : animal « leucophile ».

observe. La même contradiction se manifeste dans les réactions provoquées par les rayons rouges chez les formes « leucophobes ».

Nous sommes du même avis que WILLEM : les réactions phototropiques ne sont pas dues à une sensibilité chromatique quelconque. De plus nous reconnaissons dans les résultats des travaux de GRABER tout ce que nous avons dit nous-même sur la fonction photokinétique et la sensibilité dermatoptique des Daphnies (fig. 31). En effet, que les animaux de Graber soient leucophiles ou leucophobes, la

sensibilité de leurs récepteurs dermatoptiques varie en raison inverse de la longueur d'onde des radiations, comme chez les Daphnies, et leur leucophilie ou leur leucophobie, c'est tout simplement ce que nous avons appelé leur capacité d'adaptation sensorielle. Les animaux à forte capacité d'adaptation sensorielle, supportant fort bien le violet, semblent fuir le rouge: en réalité, ils sont conduits vers le violet par l'action photokinétique plus forte de cette radia-

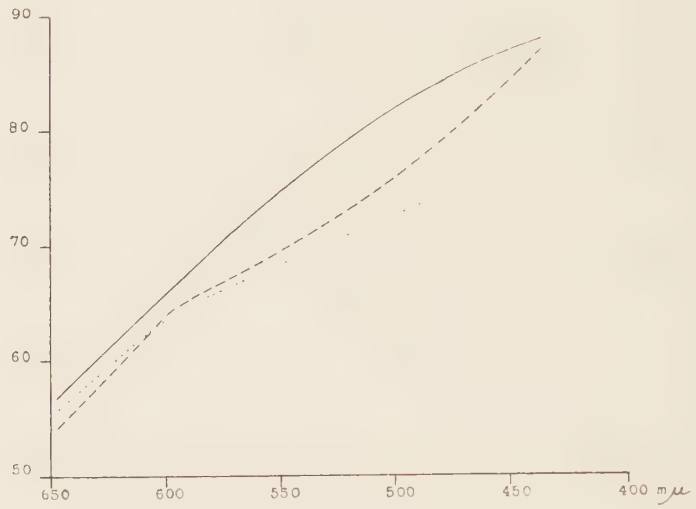


Fig. 32. — Courbes représentant la distribution de l'«efficacité relative» des radiations dans le spectre pour les têtards de Crapauds. (d'après H. Laurens)

En ordonnées, % des réponses positives.
———— éclairement de la peau et des yeux *ensemble*.
— — — éclairement de l'œil seul.
..... éclairement de la peau seule.

tion. La preuve, c'est que si on les expose à des radiations rouges intenses et à des radiations rouges faibles, simultanément, ils se dirigent vers les premières, qui ont une action photokinétique plus forte.

Mais si l'on avait affaire à des populations d'animaux présentant divers degrés de leucophobie ou de leucophilie, répartis également entre les individus, comme cela a lieu chez les Daphnies, nous observerions une recherche pré-

pondérante du vert-jaune, comme nous l'avons montré plus haut. On connaît d'ailleurs certains genres de Cladocères découverts par PETERS en 1927 (21) et qui ont une très forte capacité d'adaptation sensorielle: ils vont vers le violet et même le proche ultra-violet à l'exclusion des autres couleurs et y séjournent volontiers. Ce sont les genres *Peracantha* et *Scapholeberis*.

Ainsi donc le seul travail d'ensemble que nous ayons, à notre connaissance, sur l'action des radiations monochromatiques sur le sens dermatoptique, s'accorde parfaitement avec les hypothèses que nous soutenons.

Un travail plus récent (1911) de H. LAURENS (22) sur les réponses locomotrices des têtards de deux espèces de Crapauds: *Bufo americanus* et *B. fowleri* aux excitations de radiations spectrales d'égale énergie, aboutit à des résultats de même ordre. Connaissant par des expériences antérieures l'existence de la sensibilité dermatoptique de ces animaux, LAURENS eut l'idée d'étudier comparativement l'efficience des radiations monochromatiques sur les récepteurs oculaires et sur la peau. Ses conclusions sont représentées par les courbes de la figure 32 que nous empruntons à son mémoire. Elles montrent à l'évidence:

1° Que les récepteurs dermatoptiques ont une sensibilité du même type que celle que nous avons trouvée chez les Daphnies; 2° que les récepteurs oculaires *dont l'excitation déclenche les mouvements locomoteurs* ont une sensibilité analogue à celle du sens dermatoptique.

Or, nous savons d'autre part que les Amphibiens ont une fonction visuelle analogue à celle de tous les autres Vertébrés (avec un maximum de sensibilité dans le jaune-vert) (v. HESS, 1910) et que leurs cellules visuelles possèdent du pourpre visuel (découvert par H. MÜLLER en 1851). Il existe donc très probablement deux niveaux d'absorption de la lumière dans l'œil des Crapauds.

Ces remarquables expériences de LAURENS, non seule-

(21) E. PETERS, *Vergelichende Untersuchungen über den Lichtsinn einheimischer Cladocerenarten, Zool. Jahrb. Physiol.*, 1927.

(22) LAURENS, *The reactions of Amphibians to monochromatic lights of equal intensity, Bull. Museum of Comp. Zool. at Harvard College*, 1911.

ment confirment ce que nous disions sur le rôle de la sensibilité dermatoptique, mais encore apportent une preuve à notre hypothèse de la distinction de la fonction phototropique et des fonctions sensori-motrices dépendant de la sensibilité visuelle (23).

§ 4. — Le Phototropisme des Flagellés verts comparé au Phototropisme des Métazoaires

Descendons encore plus bas dans l'échelle des êtres vivants.

Des recherches du même ordre que celles que nous venons d'exposer ont été faites par plusieurs auteurs sur des organismes unicellulaires, les Flagellés verts (Algues mobiles).

La comparaison de leurs résultats avec les précédents ne peut manquer d'être fructueuse, car les Flagellés verts sont des êtres extrêmement simples, représentants probables des formes les plus primitives de la vie.

(23) On trouve souvent, dans les ouvrages des auteurs qui ont étudié les réactions phototropiques des animaux en lumières monochromatiques, des remarques précieuses qui viennent à l'appui des idées que nous soutenons ici. Certains de ces auteurs ont fort bien reconnu que le phototropisme dépendait d'une sensibilité très différente de la sensibilité oculaire telle qu'on la connaît chez les Vertébrés et chez beaucoup d'Invertébrés. Mais ils n'ont pas eu l'idée d'attribuer cette sensibilité au sens dermatoptique; ils ont pensé qu'il s'agissait d'une sensibilité visuelle d'un type spécial. Ainsi, sir J. Lubbock écrivait en 1883: « Dans toutes ces expériences, le pourpre et le violet affectent bien plus les fourmis que le jaune et le vert. Il est vraiment curieux de constater que les verres de couleur semblent agir sur ces insectes *à peu près comme ils le feraient sur une plaque photographique, ou plutôt qu'ils agissent d'une manière exactement inverse...* » (Lubbock, *Fourmis, Abeilles et Guêpes*, trad. franç., Paris, 1883, vol. I, p. 160); mais cette sensibilité si curieuse, Lubbock l'attribue à l'œil des fourmis, puisqu'il tire de l'ensemble de ses expériences les conclusions suivantes: « ...1° que les fourmis savent distinguer les couleurs; 2° qu'elles sont très sensibles au violet; 3° que les sensations produites sur elles par les couleurs ne paraissent ressembler en rien à celles que nous en recevons nous-mêmes, etc... » (*Ibid.*, p. 164)..

De même, A. Gross, étudiant en 1913 les réactions phototropiques d'une Drosophile soumise à l'action de radiations monochromatiques d'égale énergie, publie des résultats numériques qui indiquent l'existence, chez cet insecte, d'une sensibilité du même type que celle que nous avons trouvée chez les Daphnies. Mais ses expériences ne permettent pas de savoir s'il s'agit d'une sensibilité visuelle spéciale ou de la sensibilité propre à la peau et autres téguments (Gross, *The reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities*, *Journ. Exp. Zool.*, 14, 1913).

Tout d'abord, nous constatons ici aussi que l'augmentation de la vitesse des mouvements positifs en fonction de l'intensité lumineuse suit la loi de Weber.

Il y a néanmoins des différences notables dans le détail des réactions. Tandis que, chez les Daphnies, par exemple, l'augmentation de la vitesse est due surtout à une augmentation de la force et de la rapidité des battements des antennes, chez les Flagellés verts l'augmentation de la vitesse n'est due qu'à une diminution de la sinuosité des trajets. Si l'on mesure la vitesse d'un Flagellé le long de sa trajectoire, on s'aperçoit qu'elle reste constante quand on fait croître l'intensité des radiations employées; elle ne varie, comme le logarithme de l'intensité lumineuse, que sur la projection orthogonale de cette trajectoire sur une droite parallèle à la direction des rayons lumineux (Travaux de STRASSBURGER, 1878; de P. DESROCHE, 1912 (24)

Ces différences paraissent tenir à l'*appareil locomoteur*. Si l'on en croit J.-H. WELSH (25), le premier mode de réaction serait propre aux animaux pourvus de muscles locomoteurs, et de pattes, nageoires, branchies, antennes, etc...; tandis que le dernier serait particulier aux animaux pourvus seulement de cils ou de flagelles. De fait J. MONOD (26) retrouve les faits signalés par P. DESROCHE chez les Flagellés verts, dans le galvanotropisme des Infusoires ciliés.

En second lieu, les travaux de STRASSBURGER et de DESROCHE ont montré que les zoospores de Chlamydomonadines sont phototropiquement indifférentes pour les radiations rouges de longueur supérieure à 660 mμ, qu'elles sont faiblement attirées par les longueurs d'onde voisines de 600 à 550 mμ et fortement par les radiations 480 et au-dessous. ENGELMANN a trouvé des faits de même ordre chez *Euglena*. C'est en somme l'équivalent de l'action photokinétique des radiations chez les Daphnies.

(24) P. DESROCHE, *Réaction des Chlamydonas aux agents physiques, Thèse Fac. Sci.* Paris, 1912.

(25) WELSH, *Light intensity and the extent of activity*, etc..., *Biol. Bull.*, 1933.

(26) J. MONOD, *Données quantitatives sur le Galvanotropisme des Infusoires Ciliés, Bull. Biol. France-Belgique*, 1933.

En troisième lieu, les recherches de maints auteurs ont établi que les Unicellulaires se fixent presque toujours dans les régions du spectre où l'absorption des radiations par leurs pigments est le plus intense. Les Euglènes, par exemple, étudiées par DANGEARD (27), se fixent le plus fréquemment entre λ 670 et λ 650 (bandes d'absorption de leur chlorophylle). La répartition chromatique des Flagellés verts dans le spectre est donc un phénomène lié à l'assimilation chlorophyllienne. Et nous constatons ici encore l'existence de deux types de réactions, dépendant de deux modes de photoréception, caractérisant deux fonctions indépendantes l'une de l'autre: la fonction chlorophyllienne et la fonction photokinétique.

Enfin A. LUNTZ (28) a mis en évidence l'existence d'un optimum absolu d'intensité chez *Euglena, Volvox, Chlorogonium, Eudorina,* au-dessus duquel la réaction phototropique, normalement positive, devient négative.

Cependant, en ce qui concerne les changements de signe, il faut noter des différences importantes entre les Flagellés verts et les Daphnies. Tandis que celles-ci présentent des mouvements périodiques spontanés, certains Flagellés verts (au moins les Euglènes, sur lesquelles nous avons fait quelques expériences) vont indéfiniment vers une source de lumière, dans un champ lumineux uniforme, si son intensité n'est pas trop forte. Si un obstacle s'interpose (paroi de verre, par exemple) les Euglènes s'immobilisent, s'amassent sur cet obstacle et y restent. Les amas ainsi constitués dessinent la section du champ lumineux. Si l'on augmente l'intensité, on obtient pour un certain quantum, immédiatement, une réaction de fuite, qui semble atteindre du premier coup son maximum.

Ces différences de comportement sont probablement dues à ce que le stigma rudimentaire (24) des Euglènes

(27) P.-A. DANGEARD, *Le déterminisme des mouvements chez les organismes inférieurs, Annales de Protistologie,* 1928.

(28) LUNTZ, *Untersuchungen über die Phototaxis;* III, *Die Umkehr der Reaktionsrichtung,* etc..., *Zeitschr. vergl. Physiol.,* 1932.

(29) Sur le stigma des Flagellés verts, nous ne savions que peu de choses, malgré les nombreux travaux consacrés à cette question. Certains auteurs, avec S.-O. MAST, considéraient que le stigma est une sorte d'œil rudimentaire.

supporte mieux les fortes intensités lumineuses que les organes récepteurs (l'œil composé en particulier) de la Daphnie.

Néanmoins, d'autres Flagellés, les Volvox, présentent des mouvements périodiques spontanés comme les Daphnies.

De toutes façons, il y a là un parallélisme intéressant à noter. Les phénomènes fondamentaux sont les mêmes. Les différences de détail peuvent s'expliquer soit par des différences de structure de l'appareil locomoteur, soit par des différences de sensibilité des organes sensoriels. L'impulsion motrice positive obéit aux mêmes lois, celles qui nous ont permis de définir, chez les Daphnies, la fonction phototropique. Elle reste le phénomène essentiel.

Conclusions de la quatrième partie

L'hypothèse que nous venons d'exposer peut être résumée de la manière suivante:

Des deux modes de la photoréception qui existent chez les Métazoaires, la sensibilité dermatoptique et la sensibilité visuelle, le premier seul a une fonction phototropique, c'est-à-dire provoque des mouvements impulsifs de locomotion dirigés vers la lumière.

Dans les réactions phototropiques, le rôle que joue la sensibilité visuelle est d'orienter avec précision le corps de l'animal par rapport aux sources lumineuses et non de le faire progresser vers celles-ci.

D'autres affirmaient que toute la partie antérieure de l'individu est sensible à la lumière. De récentes expériences de S. Tchakhotine permettent, semble-t-il, de trancher la question. Cet auteur a construit un appareil de « micro-photo-chirurgie » capable de léser et de détruire des structures de quelques μ de diamètre seulement (au moyen de rayons ultra-violets). L'opération s'appelle « micro-puncture ultra-violette ». Avec cet appareil, il a pu détruire complètement le stigma d'un certain nombre d'Euglènes. Toutes les Euglènes ainsi opérées n'ont plus, par la suite, manifesté de réactions phototropiques. Le stigma de l'Euglène est donc bien l'organe récepteur dont l'excitation cause les réactions phototropiques de cet organisme. D'autre part l'auteur a pu montrer que le stigma est beaucoup plus sensible au violet et au bleu qu'aux rayons verts et rouges. (S. Tchakhotine, *La fonction du stigma*, etc..., *C. R. Soc. de Biol.*, 1936).

La sensibilité dermatoptique est un mode primitif de la photoréception, à n'en pas douter. Les études d'anatomie et de physiologie comparées des organes de la photoréception ont montré que les cellules visuelles sont le fruit d'une différenciation qui s'est poursuivie au cours de l'évolution, à partir d'un sensorium cutané apte à accomplir plusieurs fonctions sensorielles, dont la réception de la lumière.

Mode primitif de la photoréception, dont la fonction visuelle est le mode évolué, la sensibilité dermatoptique est cependant tout autre chose qu'une sensibilité visuelle réduite, ou, plus précisément, embryonnaire. D'une part, en effet, les propriétés physiologiques et physico-chimiques des organes récepteurs spéciaux à ces deux fonctions sont très différentes : la présence du pourpre visuel dans les cellules de presque tous les appareils étudiés à cet égard, l'absence de cette substance dans les cellules photosensibles de la peau et la sensibilité spéciale de ces cellules aux radiations spectrales, nous paraissent être autant de signes caractéristiques et distinctifs de l'une et l'autre fonction.

D'autre part, les rôles des deux fonctions sensorielles dans le comportement animal ne sont pas moins différents : à ce mode primitif de la photoréception qu'est le sens dermatoptique est lié un type tout aussi primitif de réactions, commun à presque tous — et peut-être à tous — les animaux inférieurs, les réactions phototropiques de l'individu tout entier. Au contraire, à la sensibilité visuelle ne sont liés que des réflexes de segments isolés — mouvements des yeux et de la tête, en particulier — et des réactions perceptives. Bien avant de pouvoir utiliser les excitations lumineuses pour « percevoir », c'est-à-dire déceler les emplacements et les formes des choses ou des êtres vivants, l'animal « reçoit » la lumière, et cette réception engendre, par le moyen de relations nerveuses que nous ignorons encore dans le détail, des mouvements de locomotion dirigés vers la lumière.

Il semble donc qu'il y ait eu comme une solution de continuité dans l'évolution de la photoréception, une sorte de

cassure (30). Tout s'est passé comme si la nature, pour doter l'animal d'un organe sensoriel apte à lui fournir des renseignements sur son milieu, avait dû créer un nouveau mode d'excitation photique beaucoup plus sensible que l'ancien, mieux adapté à la répartition de l'énergie dans le spectre solaire (maximum vers 600 mμ), mais sans pouvoir direct sur l'ensemble de la motricité.

*
* *

C'est l'analyse des réactions photopropiques des Daphnies qui nous a suggéré cette hypothèse de l'attribution de la fonction phototropique à la seule sensibilité dermatoptique. Nous avons ensuite montré que cette hypothèse s'accordait avec des observations — en nombre malheureusement encore trop restreint — faites par plusieurs auteurs sur des animaux très différents, très éloignés les uns des autres dans la classification zoologique. Nous croyons que l'on trouvera partout la même relation entre la sensibilité dermatoptique et la fonction phototroptique: c'est-à-dire que chez tout animal présentant des réactions phototropiques, on observera: 1° une croissance continue de l'impulsion motrice du rouge au violet; 2° que la réception photique qui cause cette impulsion se fait par des téguments ou des terminaisons nerveuses distinctes des cellules visuelles quand celles-ci existent.

Nous pensons aussi que si l'on n'a pas trouvé plus souvent de faits de cet ordre, c'est d'abord que l'on a confondu dès le principe la fonction visuelle et la sensibilité dermatoptique dans leurs rapports à la fonction phototropique, et ensuite, que l'expérience ne permet pas toujours de distinguer les deux modes de sensibilité et les réactions qui en dépendent, ainsi que nous l'avons vu par l'exemple des Daphnies.

L'analyse du comportement de l'animal à la lumière, menée sans idée préconçue, était absolument nécessaire

(30) Marie Goldsmith avait déjà entrevu cette idée; cf. *La Psychologie comparée*, p. 55.

pour pouvoir faire ces distinctions. Car seuls les faits pouvaient nous obliger à les admettre.

Il resterait évidemment à confirmer, par des études systématiques sur le rôle de la sensibilité dermatoptique dans les réactions phototropiques, l'hypothèse que nous venons d'exposer. Mais c'est une tâche considérable et qui dépasse de beaucoup le cadre de nos présentes recherches.

CINQUIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

CINQUIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

§ 1. — Résumé de nos recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies

Mettons à l'obscurité une Daphnie pendant un certain temps, un quart d'heure par exemple. Au bout de ce temps, prenons-la avec une pipette et laissons-la tomber dans une cuve en verre oblongue, remplie d'eau, et éclairée longitudinalement par un faisceau cylindrique de rayons lumineux.

Dès que la Daphnie se trouve dans la cuve, tout son corps est plongé dans le flux lumineux. Sa sensibilité dermatoptique est excitée, sa fonction phototropique entre en activité et, immédiatement, l'animal est poussé en avant vers la lumière.

Mais la Daphnie sort de l'obscurité où elle a séjourné un temps assez long. Se tournant vers la lumière, son œil reçoit en plein les rayons lumineux. La Daphnie, éblouie, fait demi-tour et devient « négative ».

Cet état ne dure pas longtemps. Ses téguments étant toujours baignés de lumière, les excitations du sens dermatoptique tendent sans cesse à la rejeter dans la direction de la source lumineuse. Des essais de progression dans cette direction se multiplient, toujours aussi infructueux d'ailleurs, car l'éblouissement continue.

Mais au cours de ces essais, l'œil s'habitue peu à peu. Au bout d'un certain temps, il s'est suffisamment adapté à la lumière pour pouvoir en supporter l'excitation brutale. Alors l'impulsion motrice positive, brusquement libérée, se manifeste par un départ et une nage rapides vers la lumière.

Si l'impulsion motrice est assez forte, ce qui a lieu quand la lumière est assez intense, ou quand elle est formée de radiations d'assez courte longueur d'onde, la trajectoire est presque rectiligne et la vitesse du mouvement est à peu près constante. Si l'impulsion motrice est faible, les battements des antennes sont moins rapides, les mouvements de nage sont coupés par de nombreux repos, des sinuosités apparaissent dans le trajet suivi.

Pendant tout ce temps, l'œil composé, mobile dans sa cavité, fixe la source lumineuse et maintient, par le moyen de réflexes, l'axe du corps dans une certaine orientation par rapport à la direction des rayons.

Puis vient un moment où l'œil fatigué de la Daphnie ne peut plus supporter l'éclat de la source. Alors l'animal redevient négatif et fuit la lumière. Ainsi s'établit une alternance régulière de phases positives et de phases négatives, dont la durée croît au fur et à mesure que l'adaptation à la lumière se poursuit.

La sensibilité dermatoptique se fatigue également. Elle a aussi une certaine capacité de supporter la lumière, une certaine capacité de résistance et d'adaptation vis-à-vis de celle-ci. Quand on expose la Daphnie à de la lumière blanche, les effets de cette capacité d'adaptation de la sensibilité dermatoptique se mélangent à ceux de la capacité d'adaptation de la sensibilité oculaire et sont indiscernables de ceux-ci. Mais quand on opère avec des lumières de couleurs différentes, la distinction des deux sortes de sensibilité se fait assez aisément, car celles-ci n'ont pas leurs maxima et leurs minima dans les mêmes régions du spectre. On voit alors que la fatigue de la sensibilité dermatoptique provoque, comme celle de la sensibilité oculaire, des inhibitions périodiques de l'impulsion motrice positive, mais de bien plus longue durée.

Si, au lieu d'une Daphnie, nous mettions en expérience toute une population de ces animaux, nous obtiendrions des mouvements d'ensemble qui dépendraient d'une part de la grandeur de l'impulsion motrice développée en chaque individu par l'excitation de son sens dermatoptique, et, d'autre part, de la manière dont l'œil composé et

le sens dermatoptique de chaque individu supportent la lumière et s'y adaptent. L'équilibre statistique final de la population dépend de cette double capacité d'adaptation sensorielle des deux principaux organes photorécepteurs des Daphnies.

Tels sont, en gros, les faits que nous avons observés et que nous avons pu, croyons-nous, expliquer.

Le tableau suivant résume notre analyse du comportement phototropique des Daphnies:

PROCESSUS DE LOCOMOTION

DIRIGÉE VERS LA LUMIÈRE OU EN SENS INVERSE

A. *Impulsions motrices positives de la fonction phototropique*

Facteurs du comportement	Organes sensoriels	Reponses
Signe primaire positif	Sensibilité dermatoptique.	Pivotement vers la lumière.
Action photokinétique	(maximum dans le violet ou peut-être le proche ultra-violet)	Mouvements de nage positifs (d'autant plus forts que l'excitation est plus forte).

B. *Changements périodiques de signe ou alternance des phases positives et des phases négatives*

Capacité d'adaptation sensorielle	Œil composé. (maximum de sensibilité dans le jaune-vert, vers 530 mμ).	Pivotements en sens négatifs. Inhibition du signe primaire positif.
	Sensibilité dermatoptique.	

2° PROCESSUS D'ORIENTATION AXIALE DU CORPS

Orientation télotactique	Œil composé.	Réflexes optomoteurs. Réactions des organes locomoteurs rétablissant la situation normale du corps par rapport à l'œil.

§ 2. — Apport des résultats de nos recherches a une théorie du phototropisme animal

Le problème principal que nous nous étions posé est celui de la nature des réactions phototropiques des Daphnies (p. 27 et 54). S'agit-il de « mouvements forcés » au sens de Loeb, n'impliquant à aucun degré conscience ou sensibilité, de mécanismes réflexes d'orientation, ou s'agit-il au contraire de « réactions photopathiques » déterminées par des états d'adaptation ou d'inadaptation, c'est-à-dire, au fond, des états de bien-être ou de malaise?

La réponse que nous ont apportée les faits est la suivante: « mouvements forcés » ou impulsifs et « réactions photopathiques » ont part à des degrés divers dans le comportement total d'un animal à la lumière. On ne peut pas plus expliquer, dans le cas que nous avons étudié, les changements de signe des « mouvements forcés » sans faire intervenir la sensibilité et l'adaptation sensorielle (photopathie) que l'on ne peut expliquer les mouvements périodiques, dont les répartitions statistiques sont les résultantes, sans faire appel à l'impulsion motrice positive.

Cependant l'essentiel reste cette impulsion motrice. En effet, les phénomènes photopathiques ne jouent qu'un *rôle négatif* dans le comportement tropistique: ils inhibent l'impulsion motrice positive ou lui permettent de se manifester, suivant le cas, mais ne créent aucun mouvement vers la lumière, aucun déplacement positif. Seule l'impulsion motrice a un *rôle positif*, que l'on peut entendre aussi bien dans un sens spatial (déplacements vers la lumière) que dans un sens causal: en premier lieu, c'est elle qui donne au comportement entier son caractère impérieux, fatal, et qui permet d'assimiler les mouvements d'une population aux déplacements d'une masse mécanique soumise à l'action de forces physiques; en second lieu, elle suffit à caractériser le phototropisme dans le cas où les changements de signe périodiques et les processus d'adaptation semblent faire défaut, comme chez les Euglènes. C'est donc bien elle qui constitue l'essentiel de ce « phéno-

mène si remarquable de venir à la lumière » dont parlait autrefois P. Bert.

Mais elle reste distincte des processus d'orientation qui l'accompagnent. Selon Loeb, ce qui donne le droit d'appeler « mouvements forcés » les réactions phototropiques, ce sont les mécanismes réflexes qui, d'après lui, les constituent et qui se produisent dès qu'un animal est frappé par la lumière: des réflexes « toniques » orientent son sorps de telle manière que ses organes récepteurs symétriques par rapport à son plan axial, soient également excités. Et l'animal est conduit vers la lumière — ou en sens inverse — tout simplement parce que son corps garde, au cours de ses déplacements, tant bien que mal cette orientation vis-à-vis du flux lumineux.

En réalité, nous pensons l'avoir montré avec suffisamment de clarté, les réactions phototropiques ne sont point essentiellement des mouvements d'orientation dus à une symétrie bilatérale morphologique et physiologique, mais des mouvements de locomotion dirigés exclusivement vers la lumière — et non en sens inverse — dus à une polarisation morphologique et physiologique dorso-ventrale ou antéro-postérieure de l'animal.

Parmi tous les faits que nous avons analysés, deux surtout nous paraissent propres à appuyer nos dires:

1° Les phases positives et les phases négatives ne sont pas de même nature. Les premières sont des phases d'impulsion motrice, ce que prouve la dépendance de la rapidité des mouvements de nage positifs vis-à-vis de l'intensité de l'excitation, que ce soit en lumière blanche ou en lumières monochromatiques. Les secondes sont des phases de repos ou de régénération des substances photosensibles où l'animal fuit la lumière: dans un champ lumineux uniforme en tournant le dos à la source; dans un champ lumineux non-uniforme en se réfugiant dans les zones où les radiations sont le plus facilement supportées par ses organes photosensoriels. Il n'y a pas, à proprement parler, de « phototropisme négatif » qui soit l'inverse du phototropisme positif.

2° Les mouvements de nage positifs sont dus à l'excitation d'un autre organe sensoriel (sensibilité dermatoptique) que les mouvements d'orientation axiale du corps (œil composé).

Le premier de ces faits montre que la locomotion tropistique ne peut être le résultat d'excitations symétriques bilatérales. Car, si cela était, il ne devrait pas y avoir de différences de nature entre les processus de locomotion négatifs et les processus de locomotion positifs, mais tout au plus des différences de degré. La loi de Weber, en particulier, devrait se retrouver dans l'un et dans l'autre de ces processus. D'ailleurs il est certain *a priori* que des réactions symétriques bilatérales ne pourront jamais expliquer l'existence d'impulsions motrices positives et l'absence d'impulsions motrices négatives causées directement par la lumière. Nous sommes donc obligés de supposer une polarisation morphologique et physiologique du corps de l'animal qui fait que ses réactions locomotrices positives sont d'autre nature que ses réactions négatives et obéissent à des lois différentes.

Le second de ces faits nous fournit à la fois un début d'explication concrète de la polarisation dont nous parlons et une preuve de l'indépendance des processus moteurs d'orientation axiale du corps et des processus de locomotion dirigée vers la lumière.

Il n'en reste pas moins que ces mouvements de locomotion dirigée sont bien des « mouvements forcés », car ils sont le fait d'impulsions motrices auxquelles l'animal ne peut ni ne cherche à se soustraire. Il en est ici comme de toutes les impulsions motrices que déclenchent chez un animal quelconque des causes physiques et que n'inhibe aucun autre processus physiologique.

Néanmoins, bien que les réactions phototropiques restent des mouvements forcés, leur explication par une polarisation morphologique et physiologique de l'animal est d'un tout autre ordre que l'explication de Loeb par la symétrie bilatérale. Celle-ci est purement *mécaniste:* l'animal est dirigé *par* la lumière qui, agissant d'abord plus d'un côté du plan axial du corps que de l'autre, amène fina-

lement l'établissement d'une position d'équilibre où les excitations se compensent. Très différente, dans son principe, est l'explication que nous proposons. Elle est d'ordre *physiologique:* car l'animal, d'après nous, est dirigé *vers* la lumière (et non plus à proprement parler par elle) par le jeu de certains organes qui sont disposés à cet effet. La lumière ne produit pas un phénomène d'équilibre statique, mais déclenche des réactions locomotrices en sens unique parce que l'excitation de certaines parties de la surface photoréceptrice entraîne l'exécution de certains mouvements dans des directions déterminées.

En un mot, nous pensons que l'explication du phototropisme ne peut être que d'ordre physiologique, car elle doit faire appel, non pas seulement à des phénomènes physicochimiques généraux, mais aussi à des propriétés physiologiques irréductibles, spéciales aux organismes qui présentent ce type de comportement (1).

Tel est le sens exact de la notion de *signe primaire positif* que nous avons été amené à concevoir en analysant les réactions des Daphnies et que nous avons considérée dès l'abord comme l'indication d'une propriété de l'organisme, *primum movens* de l'ensemble du comportement phototropique.

Quant à savoir jusqu'à quel point les réactions que nous avons étudiées impliquent ou n'impliquent point conscience et sensibilité, c'est, on le comprendra, une question difficile, sinon impossible à résoudre. Il nous est impossible de dire si les impulsions motrices positives des Daphnies s'accompagnent d'une satisfaction quelconque ou s'il se manifeste dans la conscience de ces animaux un état analogue à celui que nous appelons besoin. Par contre, il est assez naturel d'admettre que les réactions photopathiques s'accompagnent de sensibilité. Aussi nous n'avons eu aucune répugnance à nous servir de ce mot. Mais il faut bien voir qu'il n'explique rien par lui-même. La véritable

(1) Cette théorie n'est en somme que l'application aux Métazoaires de la théorie (sous son aspect purement *physiologique*) des réactions des Protistes aux agents physiques élaborées par JENNINGS. Voir notre ouvrage déjà cité: *Le Phototropisme animal,* etc..., ch. III.

explication des réactions photopathiques consiste à déterminer les circonstances physiologiques dans lesquelles elles se produisent. Bref, dans tout l'ensemble du comportement phototropique, la question des états de conscience peut rester sans solution scientifique sans qu'il en résulte un inconvénient quelconque. L'explication scientifique rattache des faits à des faits, et non des faits à des mots, si expressifs que soient ceux-ci.

BIBLIOGRAPHIE

A. — Sur le Phototropisme des Daphnies

1. Alverdes (Fr.). — *Ueber dem Gesichtsinn von Daphnia, Biol. Centralbl.*, 1923.
2. Alverdes (Fr.). — *Das Verhalten positiv phototaktischer Daphnien gegen eine doppelte Lichtquelle, Zeitschr. wiss. Zoologie*, 1924.
3. Becher (S.). — *Versuche zum Problem des Farbensinnes der Daphnien, Verhandl. der deutsch. Zool. Ges.*, 1921.
4. Becher (S.). — *Ueber Sinnesempfindlichkeit für extremes Ultraviolett bei Daphnien, Ibid.*, 1923.
5. Bert (P.). — *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous, Archives de Physiologie*, 1869.
6. Bierens de Haan (J.-A.). — *Phototaktische Bewegungen bei doppelter Reizquelle. Versuche an Littorinen- und Daphnien, Biol. Centralbl.*, 41, 1921.
7. Blees (G.-H.-J.). — *Phototropisme et expérience chez la Daphnie, Archives néerl. de Physiologie*, 1919.
8. Clarke (G.-L.). — *Change of phototropic and geotropic signs in Daphnia induced by changes of light intensity, Journ. Exp. Biol.*, VII' 1930.
9. Clarke (G.-L.). — *Quantitative aspects of the change of phototropic signs in Daphnia, Ibid.*, 1932.
10. Davenport and Cannon. — *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light, Journ. Physiol.*, London, XXI, 1897.
11. Davenport and Lewis. — *Phototaxis of Daphnia. Science*, IX, 1899.
12. Erhard (H.). — *Beitrag zur Kenntniss des Lichtsinnes der Daphniden, Biol. Centralbl.*, XXXIII, 1913.
13. Ewald (W.-F.). — *Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie des Tropismus, Biol. Centralblatt*, 30, 1910.
14. Ewald (W.-F.). — *Versuche zur Analyse der Licht- und Farbreaktionen eines Wirbellosen (Daphnia pulex), Zeitschr. Sinnesphysiologie*, 48, 1914.

15. VON FRISCH (K.) und KUPELWIESER (H.). — *Ueber den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse, Biol. Centralbl.*, 33, 1913.
16. HEBERDEY (R.-F.). — *Der Farbensinn helladaptierter Daphnien, Biol. Centralblatt*, 56, 1936.
17. VAN HERWERDEN. — *Ueber die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen, Biol. Centralbl.*, 34, 1914.
18. VON HESS (C.). — *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Wirbellosen Tieren, Archiv für Augenheilkunde*, Bd 64 (Ergänzungsheft), 1909.
19. VON HESS (C.). — *Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei Wirbellosen Tieren, Pflüger's Archiv*, 136, 1910.
20. VON HESS (C.). — *Ueber eine neue Methode zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Krebsen, Archiv für vergl. Ophtalm.*, 4, 1914.
21. VON HESS (C.). — *Der Lichtsinn der Krebse, Pflüger's Archiv*, 174, 1919.
22. VON HESS (C.). — *Die Bedeutung des Ultraviolett für die Lichtreaktionen bei Gliederfüsslern, Pflüger's Archiv*, 185, 1920.
23. VON HESS (C.). — *Die Sehqualitäten der Insekten und Krebse, Deutsch. med. Wochenschr.*, 48, 1922.
24. KOEHLER (O.). — *Ueber das Farbensehen von Daphnia magna Strauss, Zeitschr. für vergl. Physiologie*, 1924.
25. LOEB (J.). — *The control of heliotropic reactions in freshwater Crustaceans by chemicals, especially CO^2, Univ. of California publ. in Physiol.*, 2, 1904.
26. LOEB (J.). — *Ueber die Erregung von positiven Heliotropismus durch Saüren, insbesondere Kohlensaüre und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen, Pflüger's Archiv*, 1906.
27. LOEB (J.). — *Chemische Konstitution und physiologische Wirksamkeit von Alkoholen und Saüren, Biochem. Zeitschr.*, 23, 1909.
28. LUBBOCK (J.). — *On the sense of colour among some of the lower animals, Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, 16, 1881 et 1882.
29. MERKER (E.). — *Sehen die Daphnien ultra-violettes Licht?, Zool. Jahrb. Physiol.*, XLVIII, 1931.
30. MERKER (E.). — *Die Sichtbarkeit ultra-violetten Lichtes, Die Naturwissenschaften*, 1932.
31. MOORE (A.-R.). — *Concerning negativ Phototropism in Daphnia pulex, Journ. Exp. Zool.*, 13, 1912.
32. PETERS (E.). — *Vergleichende Untersuchungen über den Lichtsinn einheimischer Cladocerenarten, Zoolog. Jahrb. Physiol.*, 1927.
33. RADL (E.). — *Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden, Biol. Centralblatt*, 21, 1901.

34. Radl (E.). — *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere*, Leipzig, 1903.
35. Rose (M.). — *Sur quelques tropismes (Daphnia longispina)*. *C. R. Ac. Sci.*, Paris, 1909.
36. Rose (M.). — *Contribution à l'étude de la biologie du plankton. Le problème des migrations verticales journalières. Thèses Fac. Sci.*, Paris, 1925.
37. Schulz (H.). — *Ueber die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse (Daphnien)*, *Zeitschr. für vergl. Physiol.*, 1928.
38. Towle (E.). — *A study in the heliotropism of Cypridopsis*, *Amer. Journ. Physiol.*, III, 1909.
39. Viaud (G.). — *Sur le phototropisme des Daphnies. Rôle de la mémoire dans le phototropisme*, *C. R. Ac. Sci.*, Paris, 195, 1932.
40. Viaud (G.). — *Sur le phototropisme des Daphnies. Lois du mouvement tropistique positif*, *Ibid.*, 197, 1933.
41. Viaud (G.). — *Note sur les mouvements périodiques dans le phototropisme des Daphnies. C. R. Soc. de Biol.*, CXV, 1934.
42. Viaud (G.). — *Sur les mouvements périodiques dans le phototropisme des Daphnies. Variations temporelles de l'intensité du champ lumineux*, *Ibid.*, CXVI, 1934.
43. Viaud (G.). — *Sur les mouvements périodiques dans le phototropisme des Daphnies. Variations spatiales de l'intensité du champ lumineux*, *Ibid.*, CXVI, 1934.
44. Viaud (G.). — *Sur le phototropisme des Daphnies. Phototropisme et adaptation sensorielle*, *Ibid.*, CXVIII, 1935.
45. Viaud (G.). — *Phototropisme des Daphnies en lumières monochromatiques*, *Ibid.*, CXVIII, 1935.
46. Viaud (G.). — *Phototropisme des Daphnies en lumières monochromatiques d'égale énergie*, *Ibid.*, CXIX, 1935.
47. Viaud (G.). — *Recherches expérimentales sur le Phototropisme des Daphnies*, *Journal de Psych. normale et pathol.*, XXXI, 1935.
48. Viaud (G.). — *Equilibres statistiques et capacité d'adaptation sensorielle de populations de Daphnies soumises à l'action de lumières monochromatiques d'égale énergie. C. R. Soc. de Biol.*, CXX, 1935.
49. Woltereck (R.). — *Funktion, Herkunft und Enstehungsursachen der sog. « Schwebfortsätze » pelagischer Cladoceren*, *Zoologica*, 67, 1913.
50. Yerkes (R.-M.). — *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. I*, *Amer. Journ. Physiol.*, III, 1900.
51. Yerkes (R.-M.). — *Raections of Entomostraca to stimulation by light. II*, *Reactions of Daphnia and Cypris*, *Ibid.*, IV, 1901.
52. Yerkes (R.-M.). — *Reactions of Daphnia pulex to light and heat*, *Mark Anniversary volume*, New-York, 1903.

B. — **Autres ouvrages cités**

53. Bohn (G.). — *La naissance de l'intelligence*, Paris, 1909.
54. von Buddenbrock (W.). — *Einige Bemerkungen zum augenblicklichen Stand der Frage nach dem Farbensinn der Tiere, Zoologischer Anzeiger*, 84, 1929.
55. Dangeard (P.-A.). — *Le déterminisme des mouvements chez les organismes inférieurs, Annales de Protistologie*, I, 1928.
56. Desroche (P.). — *Réactions des Chlamydomonas aux agents physiques, Thèse Fac. Sci.*, Paris, 1912.
57. Engelmann (Th.-W.). — *Ueber Licht und Farbenperception niederster Organismen, Pflüger's Archiv*, 29, 1882.
58. Erhard (H.). — *Zur Kenntniss des Lichtsinnes einiger niederer Krebse, Zool. Jahrb. Allg. Zool. u. Physiol.*, 39, 1922.
59. von Frisch (K.). — *Das Problem des tierischen Farbensehen, Die Naturwissenschaften*, XI, 1923.
60. Graber (V.). — *Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendter Thiere, Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch*, Wien, 87, 1883.
61. Graber (V.). — *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere*, Prag und Leipzig, 1884.
62. Hecht (S.). — *Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes, Ergebnisse der Physiologie*, 32, 1931.
63. von Hess (C.). — *Ueber Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, Pflüger's Archiv*, 177, 1919.
64. von Hess (C.). — *Farbenlehre, Ergebnisse der Physiologie*, 20, 1922.
65. von Hesse (C.). — *Gesichtssinn, in: Winterstein's Handbuch der vergl. Physiol.*, 4ter Band, Iena, 1913.
66. von Hess (C.). — *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien, Pflüger's Archiv*, 132, 1910.
67. Hesse (R.). — *Einfachste Photoreceptoren ohne Bilderzeugung, etc..., in: v. Bethe's, etc..., Handbuch der norm. und pathol. Physiologie*, 12ter *Bd*, 1te Hälfte, Photoreceptoren II, Berlin, 1929.
68. Lammert (A.). — *Ueber Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten sowie über Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen, Zeitschr. für vergl. Physiol.*, III, 1925.
69. Laurens (H.). — *The reactions of Amphibians to monochromatic lights of equal intensity, Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard College*, LIII, 1911.
70. Loeb (J.). — *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen*, Würzburg, 1890.

71. Loeb (J.). — *La conception mécanique de la vie*, trad. franç., Paris, 1912.

72. Loeb (J.). — *Die Tropismen, in: Winterstein's Handbuch der vergl. Physiol.*, 4ter Band, Iena, 1913.

73. Loeb (J.) et Groom (Th.). — *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere, Biol. Centralbl.*, 10, 1890.

74. Loeb (J.). et Maxwell (S.-S.). — *Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants, Univ. of California publ. in Physiol.*, 3, 1910.

75. Loeb (J.). et Wasteneys. — *The relative efficiency of various parts of the spectrum for the heliotropic reactions of animals and plants, Journ. Exp. Zool.*, 20, 1916.

76. Luntz (A.). — *Untersuchungen über die Phototaxis.* — III, *Die Umkehr der Reaktionsrichtung und ihre Bedeutung für eine allgemeine Theorie der photischen Reizwirkung, Zeitschr. für vergl. Physiol.*, 1932.

77. Manquat (M.). — *Sur le phototropisme de Leucoma phaeorrhaea, C. R. Ac. Sci.*, Paris, 172, 1921.

78. Monod (J.). — *Données quantitatives sur le galvanotropisme des Infusoires Ciliés, Bull. Biol. France-Belgique*, 1933.

79. Parker (G.-H.). — *The relations of the retinal image to animal reactions, Proceed. Americ. Philos. Soc.*, LXI, 1922.

80. Parker (G.-H.) and Burnett (F.-L.). — *The reactions of Planarians with and without eyes to light, Amer. Journ. of Physiol.*, IV, 1901.

81. Rose (M.). — *La question des tropismes, Presses Univ. de France*, 1929.

82. Schlieper (C.). — *Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen, Zeitschr. vergl. Physiol.*, 1927.

83. Vlès (F.). — *Action des agents physiques sur les organismes, in: Traité de Physiologie normale et path. de Roger et Binet*, tome I, Paris, 1933.

84. Vlès (F.) et de Coulon. — *Recherches sur les propriétés physico-chimiques des tissus en relation avec l'état normal ou pathologique de l'organisme.* IIe partie: *Etudes statistiques sur le cancer de goudron, etc..., Archives de Physique Biologique*, vol. 9, n° 3, 1931, p. 209.

85. Welsh (J.-H.). — *Light intensity and the extent of activity of locomotor muscles as opposed to cilia, Biol. Bull.*, LXV, 1933.

86. Welsh (J.-H.). — *Photokinesis and tonic effect of light in Unionicola, Journ. gen. Physiol.*, XVI, 1932.

87. Willem (V.). — *Sur les perceptions dermatoptiques. Résumé historique et critique, Bull. Biol. France-Belgique*, 23, 1891.

Addenda

88. Goldsmith (Marie). — *La Psychologie comparée*, Paris, 1927.
89. Gross (A.). — *The reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities, Journ. of Exp. Zool.*, 14, 1913.
90. Hamilton (W.-F.). — *A direct method of testing color vision in lower animals, Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.*, 1922.
91. Loeb (J.). — *La dynamique des phénomènes de la vie*. Trad. franç., Paris, 1908.
92. Lubbock (J.). — *Fourmis, Abeilles et Guêpes*. Trad. franç., 2 vol., Paris, 1883.
93. Tchakhotine (S.). — *La fonction du stigma chez le Flagellé Euglena étudiée au moyen de la micropuncture ultra-violette*, *C. R. Soc. de Biol.*, CXXI, 1936.

Appendice I

Photographies montrant le déplacement du centre de gravité d'une population de Daphnies soumise à l'action de la lumière blanche (Début de l'expérience)

Les traits verticaux indiquent les positions successives du centre de gravité : 8 cm. 4 ; 17,6 ; 26,0 ; 37,3 ; 43,6. (Cf. figure 7).

Appendice II

CALCULS

Page 107

L'équation différentielle :

$$\frac{dx}{C\,(a - x) - k_2\,x^2} = dt \qquad (1)$$

s'écrit successivement :

$$\frac{dx}{Ca - k_2\left(x^2 + \frac{Cx}{k_2}\right)} = dt$$

$$\frac{dx}{Ca - k_2\left(x^2 + \frac{Cx}{k_2} + \frac{C^2}{4\,k_2^2} - \frac{C^2}{4\,k_2^2}\right)} = dt$$

$$\frac{dx}{Ca + \frac{C^2}{4\,k_2} - k_2\left(x + \frac{C}{2\,k_2}\right)^2} = dt$$

$$\frac{dx}{\frac{4\,a\,Ck_2 + C^2}{4\,k_2} - k_2\left(x + \frac{C}{2\,k_2}\right)^2} = dt$$

$$\frac{dx}{k_2\left[\frac{C\,(C + 4\,a\,k_2)}{4\,k_2^2} - \left(x + \frac{C}{2\,k_2}\right)^2\right]} = dt$$

$$\frac{d\left(x + \frac{C}{2k_2}\right)}{\frac{C(C + 4ak_2)}{4k_2^2} - \left(x + \frac{C}{2k_2}\right)^2} = k_2\,dt. \qquad (1')$$

En faisant le changement de variable :

$$x + \frac{C}{2k_2} = u$$

et en posant :

$$\frac{C(C + 4ak_2)}{4k_2^2} = b^2$$

le premier membre de (1') s'écrit :

$$\frac{du}{b^2 - u^2}$$

dont l'intégrale est :

$$\frac{1}{2b} L\left|\frac{b + u}{b - u}\right|.$$

Intégrons les deux membres de (1') :

$$\frac{1}{2\sqrt{\frac{C(C + 4ak_2)}{2k_2}}} L.\left|\frac{\sqrt{\frac{C(C + 4ak_2)}{2k_2}} + x + \frac{C}{2k_2}}{\sqrt{\frac{C(C + 4ak_2)}{2k_2}} - x - \frac{C}{2k_2}}\right| = k_2 t + C^{te},$$

L désignant le logarithme népérien ; ou :

$$\frac{k_2}{\sqrt{C(C + 4ak_2)}} L.\left|\frac{\sqrt{C(C + 4ak_2) + 2k_2x + C}}{\sqrt{C(C + 4ak_2) - 2k_2x - C}}\right| = k_2 t + C^{te}. \qquad (2)$$

La constante du deuxième membre est déterminée par la condition qu'à l'instant initial de la première phase positive ($t = o$), $x = a$. Ainsi :

$$\frac{k_2}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\,L.\left|\frac{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} + 2\,k_2\,a + C}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} - 2\,k_2\,a - C}\right| = C^{te}$$

L'instant final de la première phase positive correspond à $x = l$; la durée de cette phase est ainsi définie par l'égalité :

$$\frac{k_2}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\,L.\left|\frac{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} + 2\,k_2\,l + C}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} - 2\,k_2\,l - C}\right|$$

$$= k_2\,T_1 + \frac{k_2}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\,L\left|\frac{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} + 2\,k_2\,a + C}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)} - 2\,k_2\,a - C}\right|$$

d'où :

$$T_1 = \frac{1}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\,L\left|\frac{(\sqrt{\Delta} + 2\,k_2\,l + C)\,(\sqrt{\Delta} - 2\,k_2\,a - C)}{(\sqrt{\Delta} - 2\,k_2\,l - C)\,(\sqrt{\Delta} + 2\,k_2\,a + C)}\right| \quad (3)$$

en posant pour simplifier l'écriture :

$$\Delta = (C + 4\,a\,k_2).$$

La formule (3) contient au second membre le logarithme d'un quotient, de la forme :

$$L.\left|\frac{N}{D}\right|$$

$$\begin{cases} N = 2\,k_2\,[C\,(a - l) - 2\,a\,l\,k_2 + (l - a)\sqrt{\Delta}], \\ D = 2\,k_2\,[C\,(a - l) - 2\,a\,l\,k_2 + (a - l)\sqrt{\Delta}] \end{cases}$$

(3) peut donc s'écrire :

$$T_1 = \frac{1}{\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\,L.\left|\frac{2\,k_2\,a\,l + C\,(l - a) + (a - l)\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}{2\,k_2\,a\,l + C\,(l - a) + (a - l)\sqrt{C\,(C + 4\,a\,k_2)}}\right|$$

L'expression de T_1 peut se simplifier si l'on introduit des hypothèses, dont la légitimité ne relève pas des mathématiques. La plus simple consiste à négliger $4 a k_2$ devant C. (3) donne pour T_1 la valeur approchée :

$$T_1 = \frac{1}{C} \cdot L \left| \frac{2 k_2 a l + C (l - a) + (a - l) C}{2 k_2 a l + C (l - a) - (a - l) C} \right| = \frac{1}{C} \cdot L \left| \frac{k_2 a l}{k_2 a l + C (l - a)} \right| \quad (3')$$

Page 103

Pendant la première phase négative, la concentration de x croît de μ à μ' avec une vitesse dont la *valeur absolue* est :

$$\frac{dx}{dt} = k_2 x^2$$

D'où l'équation différentielle :

$$\frac{dx}{x^2} = k_2 \, dt,$$

ou :

$$\frac{dx}{x^2} = - k_2 \, dt.$$

Intégrons :

$$\int \frac{dx}{-x^2} = - k_2 \, dt,$$

ou :

$$\frac{1}{x} = - k_2 t + C^{te}.$$

Déterminons la constante par la condition qu'à l'instant initial de la première phase négative $x = \mu$ (pour $t = 0$). d'où : $\frac{1}{\mu} = C^{te}$.

A l'instant final de la première phase négative, $x = \mu'$ (pour $t = T'_1$) ; d'où :

$$\frac{1}{\mu'} = - k_2 T'_1 + \frac{1}{\mu}$$

et :

$$T'_1 = \frac{1}{k_2} \left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{\mu'} \right)$$

Page 110

Etude de la fonction: $T_n = f(a)$.

Reprenons l'expression de T_1 donnée par (3'):

$$T_1 = \frac{1}{C} L \left| \frac{k_2 a l}{k_2 a l + C (l - a)} \right| \qquad (3')$$

La valeur de a, annulant le dénominateur de la fraction:

$$\frac{k_2 a l}{k_2 a l + C (l - a)}$$

rend infini le second membre de (3'), donc T_1.

Cette valeur a_1 de a est définie par l'équation:

$$k_2 a_1 l = C (a_1 - l)$$

ou: $$a_1 (C - k_2 l) = C l$$

d'où: $$a_1 = \frac{C l}{C - k_2 l} = \frac{k_1 I l}{k_1 I - k_2 l} \qquad (4)$$

car: $$C = k_1 I.$$

a_1 est positif, car l'hypothèse $C > a k_2$ entraîne $k_1 I > l k_2$, puisque $a > l$. a_1 ne doit pas être compris entre les limites l et l', sinon a_1 pourrait être la valeur initiale de a pour une expérience déterminée et la valeur correspondante de T_1 serait infinie, ce qui est contraire à l'observation.

On vérifie immédiatement que $a_1 > l$.

Il reste à exprimer la condition $a_1 > l'$.

$$\frac{k_1 I l}{k_1 l - k_2 l} > l' \text{ ou } k_1 I l > k_1 I l' - k_2 l l';$$

d'où: $$k_2 > \frac{k_1 I (l' - l)}{l l'} \text{ ou } \frac{k_2}{C} > \frac{l' - l}{l l'} \qquad (5)$$

Si l'inégalité (5) est vérifiée (et si elle n'est pas incompatible avec l'hypothèse initiale: $\frac{a k_2}{C}$ petit), le dénominateur du deuxième membre de (3') est une fonction linéaire de a qui est positive pour:

$$l \leqslant a \leqslant l'.$$

En effet, en posant : $f(a) = k_2 a l + C(l - a)$, on a : $f(l) = k_2 l^2 > 0$, et la racine a_1, (d'après (5), n'est pas comprise entre l et l'.

Pour étudier les variations de :

$$F(a) = T_1 = \frac{1}{C} L \left| \frac{k_2 a l}{k_2 a l + C(l - a)} \right| \quad (3')$$

dans l'intervalle (l, l'), il suffit de suivre celles de la fonction :

$$\frac{k_2 a l}{k_2 a l + C(l - a)}.$$

Sa dérivée est :

$$\frac{C k_2 l^2}{[(k_2 l - C) a + C l]^2}.$$

Elle est positive ; donc $\frac{k_2 a l}{k_2 a l + C(l - a)}$ est une fonction *croissante* de *a*, ainsi que : $L \cdot \frac{k_2 a l}{k_2 a l + C(l - a)}$ et $F(a)$ (3').

Pour $a = l$, $F(a) = -\frac{1}{C} \cdot L \cdot 1 = 0$.

L'«allure» de la courbe représentative de la page 111 est donc justifiée.

Page 113

Détermination de la valeur de A.

On a : $t = K + A \log. \frac{a}{B - a}$ (1). La relation entre le *logarithme vulgaire* (log.) et le *logarithme naturel* ou *népérien* (L) est donnée par l'égalité :

$$\log. N = M \times L.N.$$

Le *module de conversion* : $M = \log. e = 0{,}43429...$

On peut donc écrire :

$$t = K + A.M.L \frac{a}{B - a} \quad (1')$$

La valeur de A se détermine de la manière suivante; on a, en différenciant :

$$\frac{dt}{da} = M.A. \frac{B}{a(B-a)} \qquad (2)$$

puis : $\frac{dt^2}{da^2} = M.A.B. \frac{2a - B}{a^2 (B-a)^2}$ qui s'annule pour $a = \frac{B}{2}$.

La pente $\frac{dt}{da}$ au point d'inflexion $a = \frac{B}{2}$ est donnée par (2') :

$$\frac{dt}{da} = 0{,}434.\ A.\ \frac{4}{B},$$

d'où l'on tire :

$$A = \frac{dt}{da} \cdot \frac{1}{0{,}434} \cdot \frac{B}{4} = 5{,}57.\ B.\ \frac{dt}{da}.$$

(1)

(1) Ces calculs ont été effectués par mon cher camarade et ami M. Pierre Banon, professeur de mathématiques au Lycée de Sarreguemines (Moselle). Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de mes remerciements les plus vifs.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION. — *Quelques remarques sur l'intérêt que présente l'étude des comportements des animaux inférieurs et et sur les méthodes de recherche en psychologie animale* .. 1

PREMIÈRE PARTIE

PRÉLIMINAIRES

CHAPITRE PREMIER. — *Définition du Phototropisme* 19

CHAPITRE II. — *Le matériel biologique de nos recherches:* Daphnia pulex *de Geer* 23

CHAPITRE III. — *Historique des recherches sur le Phototropisme des Daphnies* 26

CHAPITRE IV. — *Buts du présent travail* 52

DEUXIÈME PARTIE

MÉTHODES ET PROCÉDÉS TECHNIQUES

CHAPITRE PREMIER. — *La mesure de l'impulsion motrice globale des populations de Daphnies* 57

CHAPITRE II. — *La détermination des facteurs internes de l'impulsion motrice et l'étude des mouvements des individus* 68

TROISIÈME PARTIE

L'IMPULSION MOTRICE
ET SES TROIS FACTEURS INTERNES

CHAPITRE PREMIER. — *Lois des déplacements tropistiques des Daphnies en lumière blanche* 73

Chapitre II. — *Essai d'une interprétation physico-chimique des mouvements périodiques et des processus d'adaptation des Daphnies soumises à l'action de la lumière blanche...* 96

Chapitre III. — *Lois des déplacements tropistiques des Daphnies en lumières monochromatiques* 120

QUATRIÈME PARTIE

La fonction phototropique et son organe récepteur 149

CINQUIÈME PARTIE

Conclusions générales 173

Bibliographie 181

Appendices 187

Vu et lu :

Strasbourg, le 8 Février 1938.
Le doyen de la Faculté des Lettres,
Gabriel Maugain.

Vu et permis d'imprimer :

Strasbourg, le 11 Février 1938.
Le Recteur de l'Académie,
Président du Conseil de l'Université,
J. Dresch.